МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РФ

ФГБОУ ВПО «Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского»

А.В Чкалов

ИДЕНТИФИКАЦИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *ALCHEMILLA* L. НИЖЕГОРОДСКОГО ПОВОЛЖЬЯ

Учебно-методическое пособие

Рекомендовано методической комиссией биологического факультета для студентов ННГУ, обучающихся по направлению подготовки 020200 «Биология».

Нижний Новгород
2012

УДК 582.734.4
ББК 28.592.72
Ч-73

Ч-73 **Чкалов А.В.** ИДЕНТИФИКАЦИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *ALCHEMILLA* L. НИЖЕГОРОДСКОГО ПОВОЛЖЬЯ: Учебно-методическое пособие. – Нижний Новгород: Нижегородский госуниверситет, 2012. – 46 с.

Рецензент: директор Ботанического сада ННГУ им. Н.И. Лобачевского, к.б.н. **А.И. Широков**

Пособие посвящено описанию морфологии манжеток (основных признаков и их градаций). Приводится оригинальный ключ для определения видов манжеток.

Предназначено для обучения студентов биологического факультета по направлению подготовки 020200 «Биология».

Ответственный за выпуск: председатель методической комиссии
биологического факультета ННГУ,
доктор пед. наук, профессор **И.М. Швец**.

УДК 582.734.4
ББК 28.592.72

© Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского, 2012

Содержание

Введение 4
Глава 1. Очерк морфологии среднерусских
манжеток применительно к задачам идентификации 5
1.1. Внешний вид . . . . -
1.2. Осевая система 7
1.3. Корневище . . . . -
1.4. Прикорневые листья 8
1.5. Цветонос 22
Глава 2. Ключ для определения видов манжеток .33
Литература 45

Введение

Род Манжетка – одна из самых сложных систематических групп. Причин тому несколько. Главная из них – апомиксис (или образование семян без оплодотворения), в результате чего не происходит рекомбинация генетического материала, т.е. генетический материал передаётся из поколения в поколение практически неизменным. Благодаря этому виды манжеток могут занимать в сообществах очень узкие экологические ниши – идеально подходящий к такой нише генотип может неограниченно умножаться. Если ниши у́же, то и количество видов манжеток в одном сообществе может быть больше. В глобальном масштабе это обеспечивает существование значительно большего количества видов, чем в среднем на один род перекрестноопыляющихся видов (амфимиктов). При том, что количество видов очень велико, а разнообразие признаков ограничено, морфологические различия между видами будут сравнительно трудно уловимыми (в сравнении с амфимиктами). Вторая причина трудностей с идентификацией состоит в том, что манжетки – высокополиплоидные виды (они имеют более 100 хромосом). Такой геном имеет исключительную пластичность, и в результате даже высота экземпляров, принадлежащих одному виду, может отличаться в 5 и более раз. Это означает, что большинство признаков будет иметь исключительно широкую амплитуду варьирования, вследствие чего выявление среди них применимых для различения видов становится очень непростой задачей.

Цель данного пособия – в доступной форме изложить современные представления о морфологии среднерусских манжеток, что в конечном итоге должно облегчить усвоение навыков по их идентификации.

Пособие адресовано прежде всего студентам, потому в первую очередь принималась во внимание доступность изложения. В результате мы сконцентрировали внимание на признаках, их модальностях и особенностях, непосредственно используемых при работе с ключом, отказались от латинских эквивалентов терминов, а теоретические вопросы отделили от остального текста мелким шрифтом. Не питая иллюзий относительно сложности освоения навыков по определению манжеток, тем не менее, надеюсь, что подробное дифференцированное описание их морфологии со значительным количеством иллюстративного материала может стать хорошим подспорьем любому специалисту, желающему научиться определять представителей этого рода.

Глава 1. Очерк морфологии среднерусских манжеток применительно к задачам идентификации

1.1. Внешний вид

1.1.1. Общий облик растения

Среднерусские манжетки – это многолетние травы с довольно коротким (до 20 см длиной) горизонтальным корневищем, на котором формируются розетки длинночерешковых пальчато расчлененных листьев, в пазухах которых развиваются цветоносы (рис. 1).

1.1.2. Размер

Высота в гербарии измеряется от основания розетки по прямой до самой верхней части растения (основания листовой пластинки или верхушки стебля). Среди манжеток можно выделить условно три группы видов: мелкие, средние и крупные. Мелкие виды в мезофитных условиях имеют высоту до 20, средние до 30, крупные – более 30 см. Как говорилось во введении, размер растения в зависимости от экологических условий может изменяться в разы. **Мелкие** виды ксерофильны, обычно имеют высоту до 15 см, часто образуют карликовые формы (со стеблями до 10 см длиной, высотой до 5 см), в мезофильных условиях встречаются нечасто. **Средние** – это чаще всего виды-мезофиты, которые, заходя на бедные сухие почвы, могут формировать карликовые формы, а в эвтрофных условиях – экземпляры до 60 см высотой. **Крупные** виды в эвтрофных условиях могут достигать размера до 90 см. Но виды с широкой амплитудой могут быть и карликами. Иначе говоря, в зависимости от экологических предпочтений варьирует средний размер, а от широты экологической амплитуды – пределы варьирования размера вида.

1.1.3. Цвет

Специалистам, различающим виды манжеток в полевых условиях, кажется очевидным, что они отличаются цветом листьев, и это можно наблюдать, когда виды произрастают совместно, т.е. в одинаковых экологических условиях. Тем не менее, ряд обстоятельств осложняют применение этого признака. Во-первых, признак очень изменчив (Fröhner, 1975, с.139-140). Например, широко распространенная *A. propinqua* H. Lindb. ex Juz., относимая к довольно сухолюбивым видам, в засушливых условиях имеет жёлто-зелёную окраску листьев, на опушке – уже бледно-травяно-зелёную. Она же, встреченная в тенистом лесу, ольшанике, будет исчерна зелёная. Такой экземпляр, пересаженный в сухое, хорошо освещенное место, приобретет «типичную» окраску. Иначе говоря, в этом случае ситуация аналогична изменчивости размеров, т.е. чем уже диапазон вида, тем более типична для него определённая окраска. Признак можно использовать, если понятно из каких условий происходит экземпляр, но он неудобен для использования

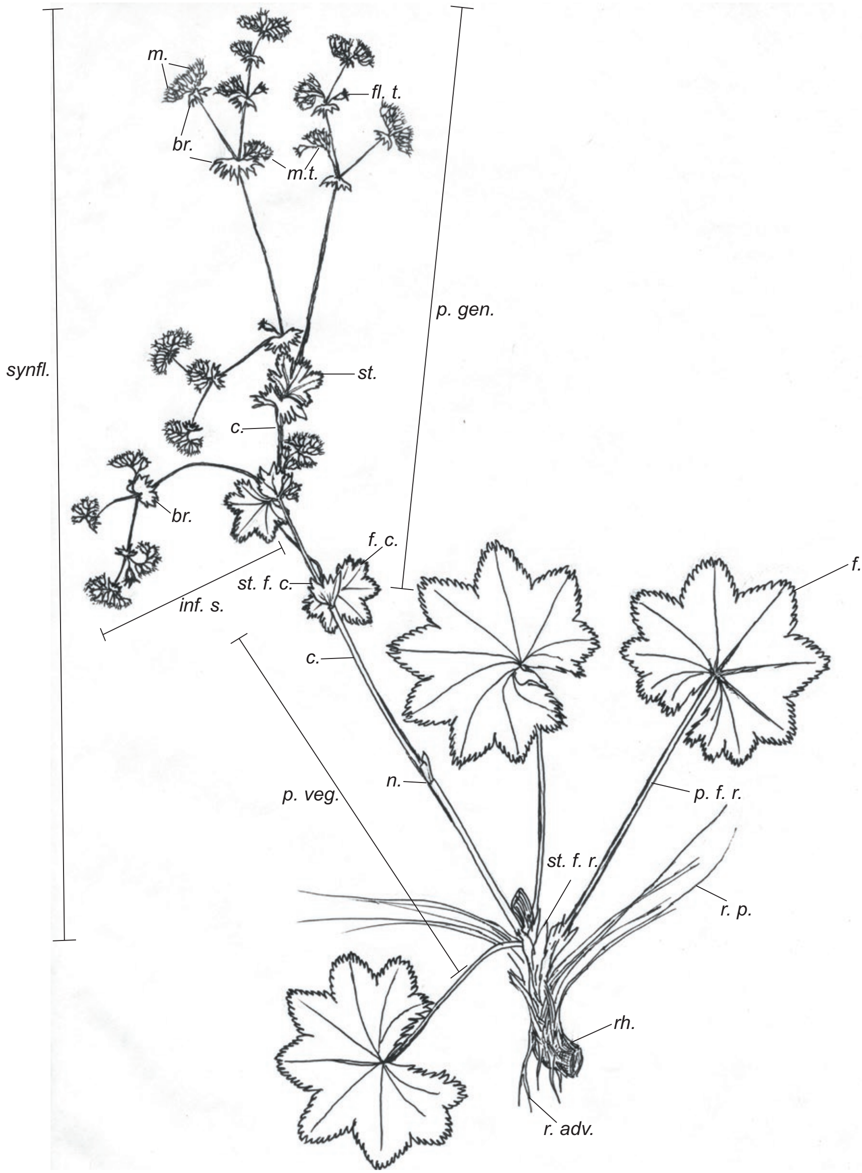


Рис. 1. Внешний вид среднерусской манжетки.

Примечание. br. – брактея; c. – стебель; f. c. – стеблевой лист; f. r. – прикорневой лист; fl. t. – терминальный цветок; inf. s. – отдельное соцветие (флоральная единица); m. – монохазий; m. t. – терминальный монохазий; n. – узел; p. f. r. – черешок прикорневого листа; p. gen. – генеративная часть; p. v. – вегетативная часть; r. adv. – придаточные корни; r. p. – остатки черешков; rh. – корневище (главный побег); st. – стипулия; st. f. c. – прилистник стеблевого листа; st. f. r. – прилистник прикорневого листа; synfl.- синфлоресценция (сложное соцветие).

в ключах. Вторая проблема связана с тем, что цвет листьев меняется при сушке, даже очень качественной. При этом особенно страдают сизые и тёмно-зелёные оттенки.

1.2. Осевая система

Согласно современным представлениям теории архитектурных моделей среднерусские манжетки имеют моноподиально-розеточную двухосную модель строения (Notov, Kusnetzova, 2004).

Ось первого порядка представлена многолетним открытым (не заканчивающимся генеративной почкой) побегом с укороченными междоузлиями (вследствие чего листья образуют розетку). Этот побег относится к полициклическим, так как состоит из многократно (ежегодно) повторяющихся элементарных побегов.

Ось второго порядка представлена моноподиально ветвящимся однолетним (монокарпическим) моноциклическим закрытым побегом с удлиненными междоузлиями (Notov, Kusnetzova, 2004). Традиционно его называют стеблем (чаще когда описывают признаки вегетативной сферы), либо цветоносным побегом (цветоносом), либо соцветием (когда описывают тип соцветия).

1.3. Корневище

В отечественной литературе побег первого порядка обозначают как корневище. S. Fröhner (1986) предпочитает называть его «главный побег» или просто побег, и категорически возражает против описания его как «подземный стебель» или «подземное корневище». Основание для этого он видит в том, что корневище располагается на поверхности почвы и лишь укореняется в узлах, т.е. является эпигеогенным (Петухова, 1977; Ботаника…, 1988). При описании видов в отечественной практике обычно указывают на толщину корневища и его консистенцию (волокнистость и т.п.).

На моноподиальном побеге происходит закономерное чередование вегетативной и генеративной зон ветвления, причем этому чередованию соответствует изменение длины междоузлий, диаметра корневища и размера листьев. В начале вегетативной зоны междоузлия короткие, корневище имеет характерный изгиб, диаметр его несколько уменьшается, листья сравнительно небольшие. Дальше постепенно идет увеличение этих показателей, до максимума в конце июня – начале июля, на границе вегетативной и генеративной зон. К концу генеративной зоны размеры листьев и диаметр корневища снова уменьшаются. Таким образом, монокарпический побег проходит несколько фаз развития: почки, вегетативного ассимилирующего побега с зелеными листьями и цветоносного побега (по Серебрякову, 1959).

По Troll (1959, 1964) на побеге травянистого растения, заканчивающегося соцветием, различают зоны возобновления, торможения и обогащения. К зоне торможения (где почки находятся в перманентно покоящемся состоянии) следует отнести начальную часть вегетативной зоны, ветвление корневища происходит за счет почек, которые предшествуют генеративным (зона возобновления), она тоже в известной степени подавлена. Зона с генеративными почками (формирующими цветоносы) относится к зоне обогащения (в которой реализуются также не все почки).

Таким образом, элементарным побегом нужно считать отрезок, включающий вегетативную и генеративную зоны. Развитие его происходит в течение года, но начинается и заканчивается не в начале вегетационного сезона, а летом. С одного конца корневище постоянно нарастает, с другой – постепенно отмирает. С возрастом корневище может начать ветвиться за счет почек зоны возобновления – образуются боковые побеги с розетками листьев, которые впоследствии могут приобрести самостоятельность (Петухова, 1977).

S. Fröhner (1986) придает особенное значение как таксономическому признаку способности манжеток цвести только весной – летом (опистолептически) или также еще поздним летом – осенью (силлептически). Последнее отечественными монографами именуется как «вторичное, или осеннее, цветение».

Весенние цветоносные стебли образуются в пазухах последних осенних листьев, к этому времени уже отмерших, и одного – трех первых весенних листьев. В пазухах последующих листьев (май-июнь), заложившихся на конусе нарастания осенью, формируются вегетативные почки, однако уже июльские листья, весенние по времени заложения на конусе нарастания, несут в своих пазухах генеративные почки. В первых генеративных почках соцветия формируются в начале июля, формирование последующих идет постепенно вплоть до весны. По мере формирования часть генеративных почек без периода покоя трогается в рост, обеспечивая цветение растений с конца июля – начала августа до октября. Это «вторичное» цветение скорее должно быть оценено как первичное (за счет заложившихся в этом же году почек); весеннее цветение следующего года служит его продолжением и завершением. Перерыв в цветении обусловлен исключительно зимним периодом (Петухова, 1977).

1.4. Прикорневые листья

Прикорневые листья (листья розетки или основные листья), отходящие от узлов корневища с укороченными междоузлиями, собраны в розетку. Здесь и далее, используя термин «лист» мы имеем в виду именно прикорневой лист. Развиваются они из почек, имеющих на ранних стадиях развития следующие особенности строения: каждый листовой примордий покрывается покрывалом и прилистниками предыдущего листа, листовой зачаток примордия находится всегда снаружи покрывала своего листа (Notov, Kusnetzova, 2004).

1.4.1. Черешок

Признаки наружного и внутреннего строения черешка прикорневого листа традиционно слабо используются в систематике манжеток. Тем не менее, S. Fröhner (1975, 1986) отмечает как таксономические признаки следующие: его абсолютная и относительная длина, толщина, количество проводящих пучков (жилок), их относительная друг друга толщина и расположение; форма черешка в поперечном сечении (округлая, уплощенная в том или ином направлении, с углублением (желобком) на адаксиальной стороне, треугольная, с двусторонним вдавлением и т.п.).

Значительно более активно используют признаки опушения черешка, в том числе для выделения родственных групп (Юзепчук, 1941). Прежде всего, имеют значение признаки: **наличие/отсутствие** опушения, **направление** опушения (вверх, горизонтально, вниз – измеряется по углу наклона), наличие плотно прижатого к черешку опушения, степень и характер опушения листьев разных стадий малого жизненного цикла (весной и осенью

– листьев генеративной, летом - вегетативной зоны корневища). Основные градации признака представлены на рис. 2.

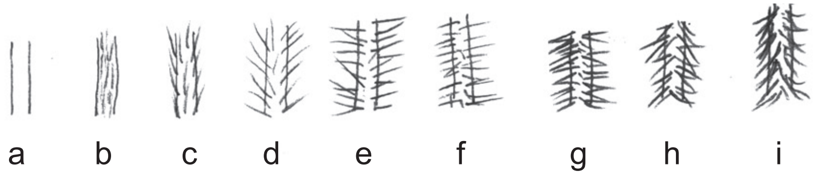


Рис. 2. Градации опушения черешка прикорневых листьев.

Примечание. a - черешок голый; b - прижатое; c - явственно кверху направленное, почти прижатое; d - явственно кверху направленное; e - чуть кверху направленное, почти горизонтальное; f - горизонтальное; g - чуть книзу отклоненное, почти горизонтальное; h - явственно книзу отклоненное; i - явственно книзу отклоненное, почти прижатое.

Учитывая большую важность, которую имеют признаки опушения при использовании ключей, следует отметить несколько принципиальных моментов. Несмотря на то, что в природе характерное для каждого вида направление опушения, как правило, хорошо различимо, и определение его не представляет сложностей, при сушке возникает множество артефактов, которые препятствуют верному определению нативного их положения. Запрессовка очень часто меняет положение волосков, располагавшихся в плоскости, перпендикулярной плоскости гербарного листа. Незатронутыми остаются лишь волоски, расположенные в плоскости, параллельной плоскости гербарного листа (т.е. «по бокам» черешков и стеблей). Именно на них нужно ориентироваться при изучении этих признаков (рис. 3).

Также надо учитывать, что у молодых листьев практически всех оттопырено опушенных видов волоски направлены кверху. У отдельных видов направление опушения может быть различно на различных участках черешка (нижняя часть, средняя, верхняя, и в основании листовой пластинки), также как и степень изменчивости этого показателя (например, со стабильно вверх направленным опушением, либо варьирующим от вверх до горизонтально направленного и т.п.). Даже виды, у которых указано направление опушения «вниз», могут очень существенно отличаться по этому показателю: у одного опушение может быть практически горизонтальным, чуть вниз отклоненным, у другого волоски близ своегооснования могут практически прилегать к черешку. Весьма часто у видов, для которых указывается «вверх направленное опушение», такое направление сохраняется постоянно лишь в верхней части, под самой пластинкой, остальные волоски могут быть горизонтально отклоненными. Но, несмотря на подобные вариации, общая тенденция сохраняется, более того, она весьма постоянна, главная же трудность состоит в корректном её описании.

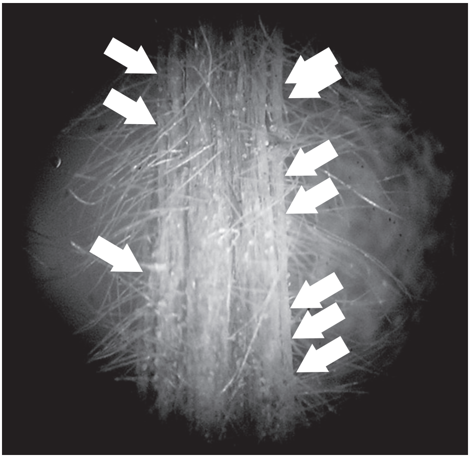


Рис. 3. Опушение черешка листа в поле зрения стереоскопа.

Примечание. Стрелками обозначены участки, где видно нативное положение волосков.

Если не указывается иное, признак необходимо смотреть в середине, верхней трети черешка полностью развернувшихся листьев. Необходимо просматривать черешки всех листьев для учёта возможных артефактов и оценки степени варьирования признака.

1.4.2. Прилистник

Листья имеют удлиненные черешки с прилистниками. В прилистнике можно выделить медиальный край, приросший к черешку и латеральный. Прилистники могут срастаться между собой латеральными частями, формируя раструб (рис. 4). Верхняя неприросшая часть прилистника называется свободной частью или ушком. Филогенетически развитие шло от прилистников, приросших медиальной частью к черешку только на небольшом протяжении у самого основания, с длинной свободной частью и несросшимися латеральными сторонами, к прилистникам, на значительном протяжении приросших медиальной стороной к черешку и на таком же протяжении от основания сросшихся латеральными сторонами, с короткой свободной частью. В частности,

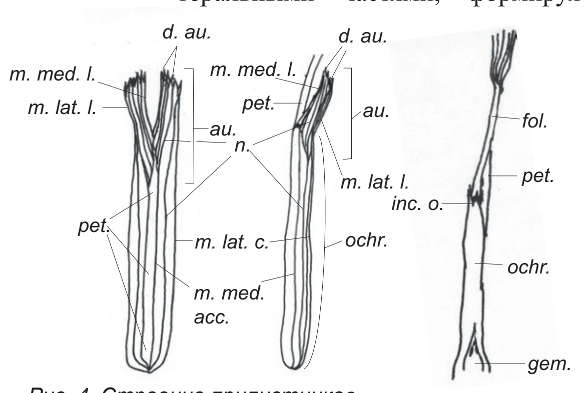


Рис. 4. Строение прилистников.

а – вид с внутренней (адаксиальной) стороны (раструб разорван); b – вид сбоку; с – вид с адаксиальной стороны с целым раструбом.

Примечание. au. – ушко; d. au. – зубцы ушка; fol. – следующий по порядку лист; gem. – пазушная почка предыдущего листа; inc. och. – надрез раструба; m. lat . c. – латеральный край сросшийся; m. lat. l. – латеральный край свободный; m. med. acc. – медиальный край приросший; m. med. l. – медиальный край свободный; n. – жилки; ochr. – раструб; pet. – черешок.

область срастания достигает у евроазиатских манжеток 60-80% от всей длины прилистника (Notov, Kusnetzova, 2004). S. Fröhner (1975, 1986) указывает на особую таксономическую значимость следующих признаков: отношение длины прилистника к длине черешка, характер жилкования прилистников и характер зубчатости свободной части, особенности срастания прилистников (величина свободной части прилистника (верхушки=ушка) относительно всей его длины, абсолютная и относительная глубина надреза между латеральными частями прилистников).

В отечественной традиции используют как признак **цвет** прилистника в живом и сухом состоянии (зеленый, бурый, оранжевый), наличие красноватой антоциановой окраски (наряду с окраской черешка).

1.4.3. Листовая пластинка

Морфологические показатели пластинки листа одни из важнейших, наиболее активно используемых в систематике манжеток. Тем не менее, именно в этом случае мы сталкиваемся с тем, о чём В.Н. Тихомиров (2001, с. 473) отметил: «признаки трудно словесно описать в диагнозах и ключах». Выход мы видим в максимальной формализации правил измерения мерных и обозначения качественных признаков.

Лист манжеток б.м. глубоко пальчато расчленен. Глубина рассечения листа среднерусских манжеток позволяет отнести их листья к пальчато-лопастным.

Основные структуры листа представлены на рис. 5. От места прикрепления черешка к листовой пластинке отходят главные жилки, направляющиеся к вершинам лопастей. Непосредственно продолжением черешка листа служит центральная жилка, идущая к вершине центральной лопасти. Левой частью листа является часть, находящаяся слева при положении листа кверху верхней (адаксиальной) стороной. Правой частью – находящаяся справа. Таким образом, если глядеть снизу, правая сторона листа окажется слева, а левая – справа. Лопасть, находящаяся рядом с центральной по левой стороне листа – первая левая лопасть, по правой стороне – первая правая лопасть, следующие за ними – вторые и т.д. Жилки, идущие к вершинам соответствующих лопастей, называются первой левой главной жилкой, первой правой главной жилкой и т.д. по названию лопасти.

Радиально пластинка листа делится на сектора, соответствующие лопастям. Осью сектора служит главная жилка, границами между ними являются складки – линии, идущие от центра листа к основанию надреза. Участки сектора между жилкой и складкой называют секторальными поверхностями правой и левой (соответственно правилам обозначения сторон листа).

Точка на центральной жилке, от которой отходит первая правая главная жилка называется центром листа (рис. 6). Через него проходит две оси – главная (через центральную жилку), трансверзальная – перпендикулярно ей. Трансверзальная ось делит лист на две части: часть со стороны центральной лопасти – передняя, по другую сторону – задняя.

Мы полагаем, что для более точной характеристики формы листа нужно ввести следующие показатели. **Длина листа** – расстояние от центра

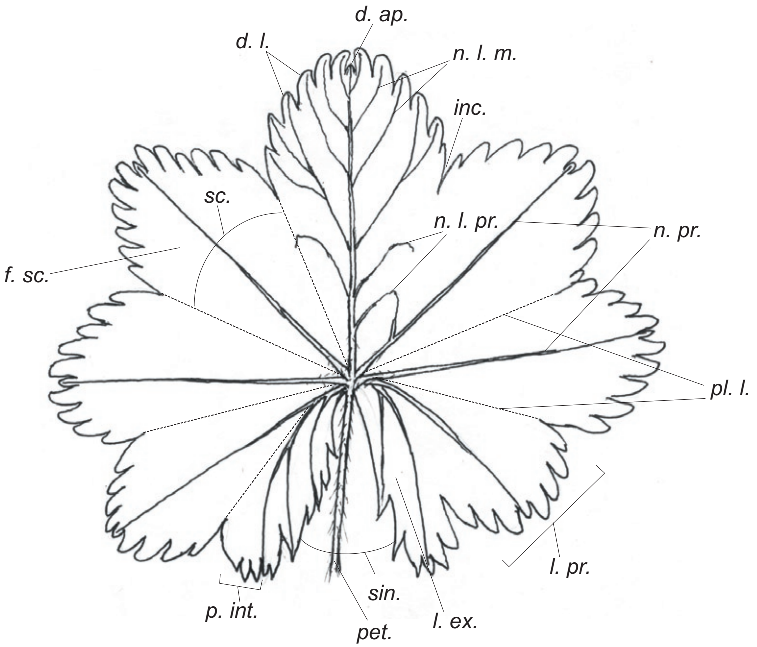


Рис. 5. Строение листовой пластинки (вид снизу).

Примечание. d. l. – боковые зубцы; d. ap. – верхушечный зубец; f. sc. – секторальная поверхность; inc. – надрез; l. ex. – краевая лопасть; l. pr. – предкраевая лопасть; n. l. m. – краевые боковые жилки; n. l. pr. – предкраевые боковые жилки; n. pr. – главные жилки; p. int. – внутренняя сторона краевой лопасти; pet. – черешок; pl. l. –складки листовой пластинки; sin. – выемка листа.

листа до вершины центральной лопасти (вершины верхнего зубца), абсолютная длина листа – расстояние от вершины центральной лопасти до оси, параллельной трансверзальной, которая проходит через крайнюю точку задней части листа. **Ширина листа** – длина отрезка трансверзальной оси от одного края листа до другого. Абсолютная ширина листа – максимальная длина отрезка оси, параллельной трансверзальной, соединяющего два края листа.

Форму листа в отечественной литературе характеризуют традиционно как широкопочковидную, почковидную или округлую и т.п., главным образом, ориентируясь на степень схождения краевых лопастей (ширину вырезки листа) (рис. 7).

Характеристика формы листа может осуществляться за счёт показателей расстояния от центра листа до вершин лопастей (длин главных жилок =длин секторов). Целесообразно использовать также отношения этих величин.

При характеристике этого признака нужно учитывать, что лист может быть некачественно расправлен, и если имеют-

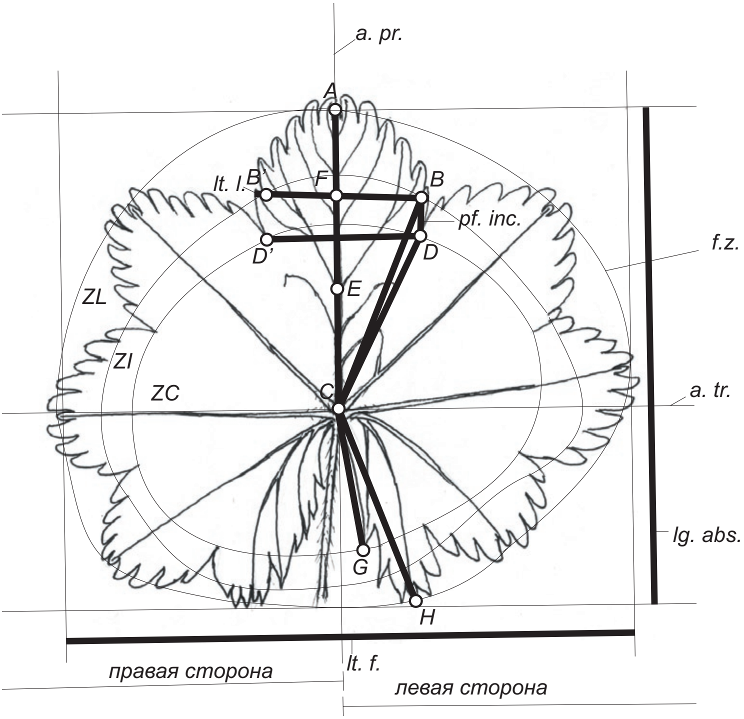


Рис. 6. Основные точки и мерные признаки листа (вид снизу).

Примечание. a. pr. – ось главная; a. tr. – ось трансверзальная; f. z. – границы между зонами; lg. abs. – длина листа абсолютная; lt. f. – ширина листа; lt. l. – ширина лопасти; pf. inc. – глубина надреза; ZL – зона лопастей; ZI – зона надрезов; ZC – зона центральная; A – верхушка концевого зубца; B, B' – базальная точка лопасти (медиальное основание нижнего зубца); C – центр листа; D, D' – основание надреза; E – место отхождения первой краевой жилки; H – вершина краевой лопасти; AC – длина листа; CD – ширина центральной зоны; AF – длина лопасти; BB' – прямая, заключающая основание лопасти; DD' – расстояние между надрезами; CG – длина цельной части краевой лопасти; CH – длина краевой лопасти.

ся участки наложения одних секторов на другие, необходимо мысленно достраивать очертания листовой пластинки, чтобы верно характеризовать её форму.

Отмечают также **волнистость листа**. Различают <u>плоские, складчатые, слабо волнистые, сильно волнистые, чашевидные</u> листья и т.п. Само это свойство связано с тем, что листья у видов нарастают «в поверхность» поразному: у одних поверхность суммарно значительно превышает площадь, которую может заключать просто плоскость, и в результате лист формирует складчатую волнистую поверхность, которая в пределе может формировать лист чашевидной формы (т.е. когда не только складки и секторальные поверхности лежат не в одной плоскости, но и главные жилки). Если лист располагается в плоскости, у него может различаться интенсивность нарас-

тания в поверхность в различных частях листа. В этом случае в центральной зоне (см. ниже) нарастание слабее, и здесь лист плоский, а в зонах надрезов и лопастей лист нарастает активнее, и образуются небольшие изгибы поверхности.

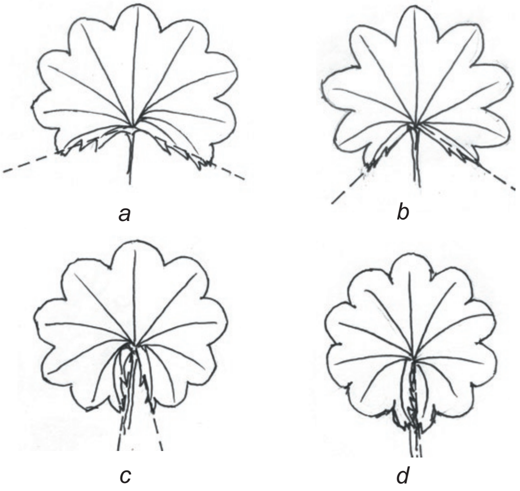


Рис. 7. Основные формы листа.

a – почковидный; b – округло-почковидный; c – округлый; d – округлый с перекрывающимися краевыми лопастями.

Примечание. Пунктиром обозначены оси краевых лопастей.

S. Fröhner в качестве точной характеристики этого параметра предлагает мерить все углы, заключающие сектора, а также вычислять общую «окружность» листа как сумму этих углов. Вполне адекватной заменой этого показателя может быть измерение угла, заключающего центральный сектор листа, который мы предпочитаем вычислять тригонометрически через отношения длин частей листа. Визуальная оценка этого признака на высушенных экземплярах проводится по следующим принципам. Если лист расправлен правильно, необходимо обратить внимание на область надрезов (см. ниже). У плоских листьев рядом с надрезами отсутствуют какие-либо складки, а сами они открытые, по обеим сторонам лопасти. У складчатых листьев надрезы щелевидные, сомкнутые, рядом с ними заметны небольшие складки, или нередко надрезы слегка перекрываются лопастями. У волнистых листьев надрез(-ы) обязательно скрыты под лопастью, заходящей на лопасть соседнего сектора. У сильно волнистых листьев даже при правильном расправлении (на всю окружность), часть секторов перекрывается.

Большое значение в систематике манжеток имеет признак **степени рассечения листовой пластинки**. Это отношение протяжённости центральной зоны к длине листа (рис. 6).

Однако нередко перед исследователями возникает опасность смешения в одном понятии двух весьма различных явлений. Нужно отметить, что следует строго различать в строении листа 3 зоны (рис. 6). Первая включает часть плоскости с наружной стороны того условного «круга», который образует пластинка листа, и которую отсекает линия окружности, соединяющая базальные точки лопастей (см. ниже), причем под лопастью мы подразумевает только зубчатую часть края листа (зона лопастей). Вторая зона включает часть плоскости, лежащей кнутри от предыдущей и отграниченная изнутри линией окружности, соединяющей основания надрезов (см. ниже) (зона надрезов). Третья, центральная зона, включает остальную часть пластинки листа кнутри от предыдущей до центра листа. Если мы принимаем точку зрения S.

Fröhner'a (1986), и считаем предковой формой лист, глубоко рассеченный на немногочисленные доли, то становится очевидным, что при развитии в направлении формы листа среднерусских манжеток, зона лопастей и зона надрезов могли иметь разнообразные взаимные отношения, вплоть до прямо противоположных развития: т.е. если первая увеличивалась, вторая резко сокращалась. И в понятии «Blatteinschnitt», также как в отечественной литературе в понятии «лопасть» часто смешиваются эти морфологически весьма различные структуры. Указание тем же S. Fröhner'ом процента, на который рассечена пластинка фактически демонстрирует только протяженность центральной зоны (рис. 6).

Немалое значение имеют признаки опушения листа. Выделяют следующие признаки и градации: густота (густое и рассеянное), длина, жёсткость (жёсткое или мягкое), серебристость (наличие блеска). **Густота опушения** может варьировать в зависимости от экологических условий (в сухих местообитаниях оно гуще), её количественная оценка для использования в ключах затруднена, так как вариации густоты опушения у одного вида превышают возможные различия между видами. Длина волосков очень близка у всех видов, но абсолютная длина их у одного растения может различаться до двух раз. Поэтому выявление различий между видами требует получения большой выборки и использование этого признака в ключах нецелесообразно. Для использования в ключе мы используем шкалу тактильно-визуальной оценки, которую необходимо проводить на секторальных поверхностях.

Мы различаем следующие ступени шкалы: густое мягкое опушение – на ощупь лист шершавый, опушение мягкое скользящее, нередко прижатое, расстояние между волосками (их основаниями) много меньше длины волоска, густое жёсткое - на ощупь лист шершавый, опушение непружинистое жёсткое, расстояние между волосками много меньше длины волоска, густое щетинистое – на ощупь лист шершавый, опушение пружинистое жёсткое, расстояние между волосками много меньше длины волоска, рыхлое - на ощупь лист едва шершавый или гладкий, расстояние между волосками сопоставимо с длиной волоска (0,5-1 длины), рассеянное - на ощупь лист едва шершавый или гладкий, расстояние между волосками более 2 длин, опушение отсутствует.

Особое значение придается **характеру опушения** листа: особенностям его «оголения», в частности, в ряду от опушения равномерного густого к равномерному рассеянному, далее к появлению «голых» участков секторальной поверхности, а далее к отсутствию опушения по всей поверхности листа кроме зубцов и складок. Последним в этом ряду является отсутствие опушения и на складках (рис. 8).

Важнейшее значение имеют в систематике манжеток признаки **опушения главных жилок** с нижней стороны листа: направление волосков (книзу – к центру листа, горизонтально – перпендикулярно к жилке, кверху – к вершине лопасти), густота опушения (густое, рыхлое, рассеянное – градации аналогично с опушением листа), оголение оснований жилок (близ центра листа, до половины главной жилки, полностью).

S. Fröhner отмечает вероятную большую ценность признака жилкования, в частности, количества боковых жилок. Признак исследуется в центральном секторе. Выявляется общее количество боковых жилок, количество краевых жилок, т.е. доходящих до края листа жилок, и количество предкра-

евых жилок (не доходящих до края) (рис. 5).

1.4.4. Лопасти

Используют признак **количества лопастей** листа. **При этом указывается их количество без краевых лопастей.** Соседняя с краевой лопастью называется предкраевой (рис. 9). При развитии листа, его лопасти отъединяются от краевой. Этот процесс - градуальный и не всегда чётко можно понять, является ли соответствующий участок уже предкраевой лопастью или ещё частью краевой. Формально полноценной предкраевой лопастью мы считаем лопасть, на наружней стороне которой (стороне, которая расположена рядом с краевой лопастью) 3 и более зубцов.

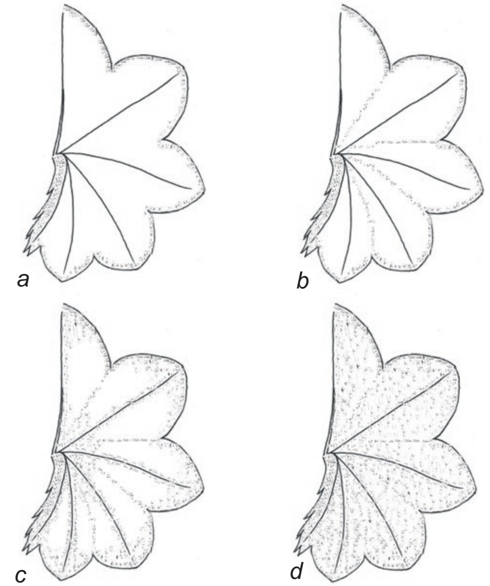


Рис. 8. Типы характера опушения листа (верхняя сторона листа).

a – голый; b – опушенный по складкам; c – оголенный, голеющий; d – опушенный.

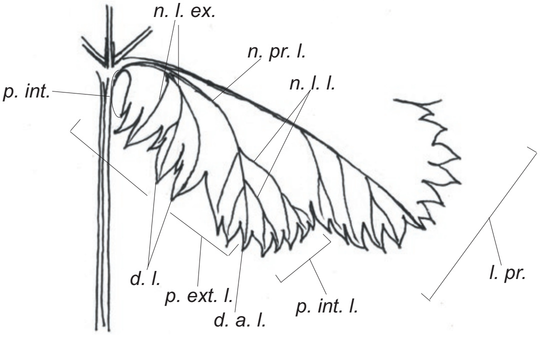


Рис. 9. Структура краевой лопасти листа (вид снизу).

Примечание. d. a. l. – верхушечный зубец краевой лопасти; d. l. – зубцы краевой лопасти; l. pr. – предкраевая лопасть; n. l. l. – боковые жилки краевой лопасти; n. l. ex. – жилки краевых лопастей = жилки основания листа; n. pr. l. – главная жилка краевой лопасти; p. ext. l. – наружная сторона краевой лопасти; p. int. – цельная часть краевой лопасти; p. int. l. – внутренняя сторона краевой лопасти.

Важный признак – **форма лопастей** (рис. 11), а также **форма надрезов** между лопастями (рис. 12). Основными параметрами, как видно, являются длина лопасти и форма вершины (треугольная, округлая или уплощенная (усечённая)). Нам кажется принципиальным отметить, что условным основанием лопасти мы будем считать отрезок оси, проходящей через базальные точки лопасти, соединяющий края лопасти (рис. 10).

Базальными точками мы считаем латеральные точ-

ки основания нижнего предпоследнего зубца лопасти (или, соответственно медиальные точки последних) (рис. 10). В лопасти следует различать правую и левую части (как в п. 1.4.1.3). Из двух элементов лопасти, один, расположенный относительно другого ближе к главной жилке называется медиальным, другой, дальше относительно него – латеральным.

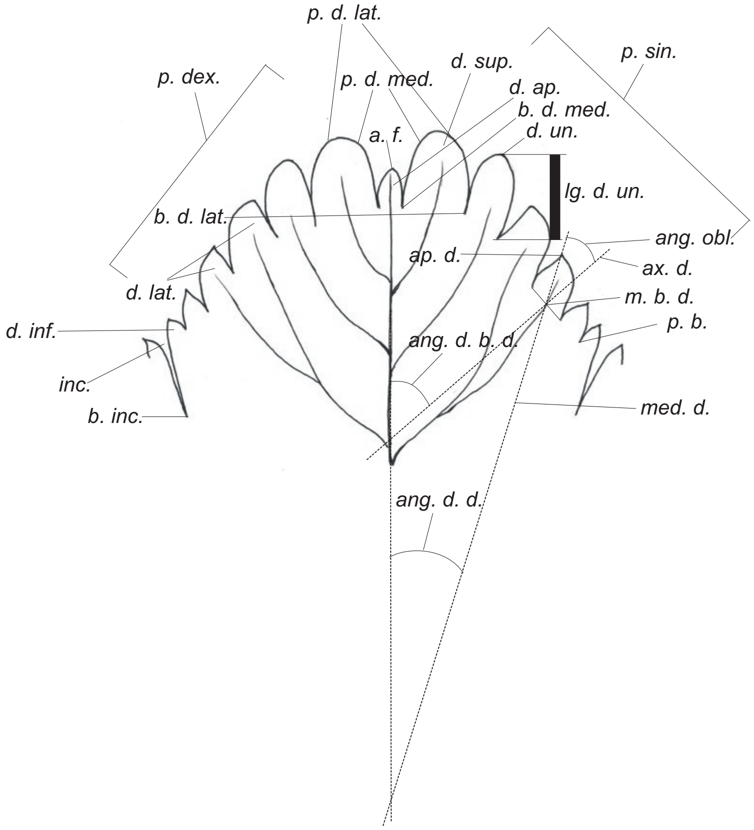


Рис. 10. Строение центральной лопасти прикорневого листа (вид снизу).

Примечание. a. f. – верхушка листа; b. d. lat. – латеральное основание зубца; b. d. med. – медиальное основание зубца; b. inc. – основание надреза; d. ap. – верхушечный зубец; d. inf. – нижний зубец; d. lat. – боковые зубцы; d. sup. – верхний зубец; d. un. – стандартный зубец; inc. – надрез; lg. d. un. – длина стандартного зубца; p. b. – базальная точка лопасти; p. d. lat. – латеральные стороны зубцов; p. d. med. – медиальные стороны зубцов; p. dex. – правая сторона лопасти; p. sin. – левая сторона лопасти.

Пример вычисления характеристик зубца: ang. d. b. d. – угол наклона основания зубца; ang. d. d. – угол наклона зубца; ap.d. – верхушка зубца; ang. obl. – угол скошенности; ax. d. – ось зубца; m. b. d. – середина основания зубца; med. d. – медиана зубца.

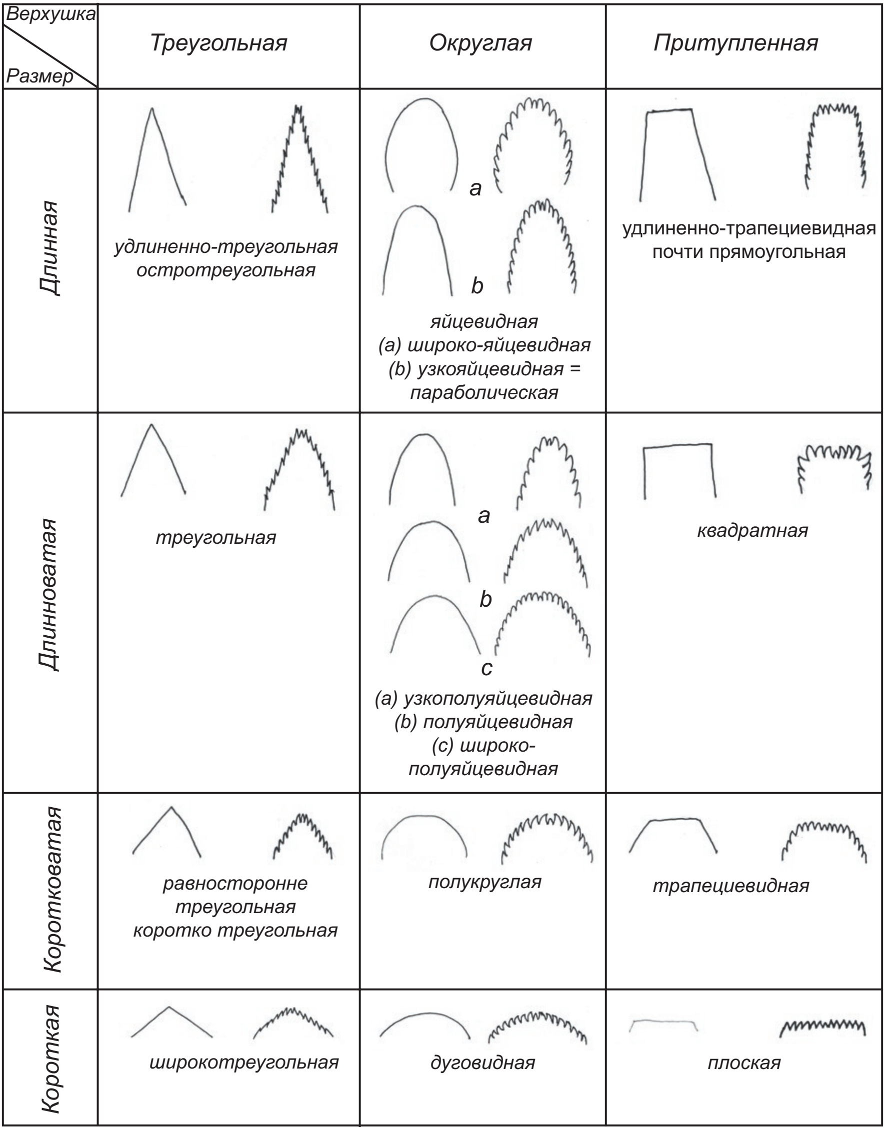


Рис. 11. Основные формы лопастей.

1.4.5. Краевые лопасти

Основание листа отечественными авторами описывается через особенности строения краевых лопастей (рис. 9) и ширину вырезки листа,

a b c d e

Рис. 12. Форма надрезов листа.

a – глубокий V-образный; b – короткий V-образный; c – глубокий щелевидный; d – полусомкнутый; e – сомкнутый.

Примечание. Стрелкой обозначено основание надреза.

которую они заключают. Главное внешнее морфологическое отличие краевой лопасти – это асимметричность относительно ее главной жилки. Внутренняя сторона её гомологична сторонам остальных лопастей, наружная – состоит из нескольких недоразвившихся лопастей. Так, обычно отмечают количество, форму, размер и направление зубцов внутренней и наружной части лопасти, относительную длину цельной части. Как таксономический признак рассматривают и количество жилок лопасти, отходящих при основании главной жилки краевой лопасти, которые гомологичны главным жилкам листа.

Из существенных признаков следует отметить форму краевой лопасти, в частности, взаимное расположение зубчатых и цельных частей краевых лопастей, что очень важно для характеристики формы листа.

1.4.6. Зубцы лопастей

Признаки зубцов листа имеют огромное значение в систематике манжеток, так как во многом определяют характерный облик листьев.

Лопасти характеризуются **количеством зубцов**, которое исследуется на левой стороне центральной лопасти.

К важным признакам относят и **общее количество зубцов** листа.

Размер зубцов указывается для стандартного зубца (рис. 10), причём большую значимость имеет его величина относительно длины листа и лопасти. Стандартным мы считаем верхний предпоследний латеральный зубец центральной лопасти. В отечественной литературе обычно используют качественную характеристику зубцов: крупные, мелкие и т.п.

Значительную таксономическую ценность имеет признак **величины верхушечного зубца** (относительно размера стандартного) (рис. 10).

Форма зубцов описывается множеством эпитетов, большинство их отражено на рис. 13 и 14. Основные параметры формы зубцов – это длина и острота. У зубца различают верхушку, медиальное и латеральное основания, одноименные стороны. Выделяется медиана зубца – отрезок, соединяющий верхушку зубца и середину отрезка между основаниями и ось – перпендикуляр, выходящий из середины отрезка между основаниями (рис. 10). Из характерных признаков выделяются также:

Равносторонность – это соотношение длин отрезков от вершины до медиального и латерального основания; равносторонний зубец имеет примерно равные отрезки, неравносторонние – разницу между ними от 1,3 раз;

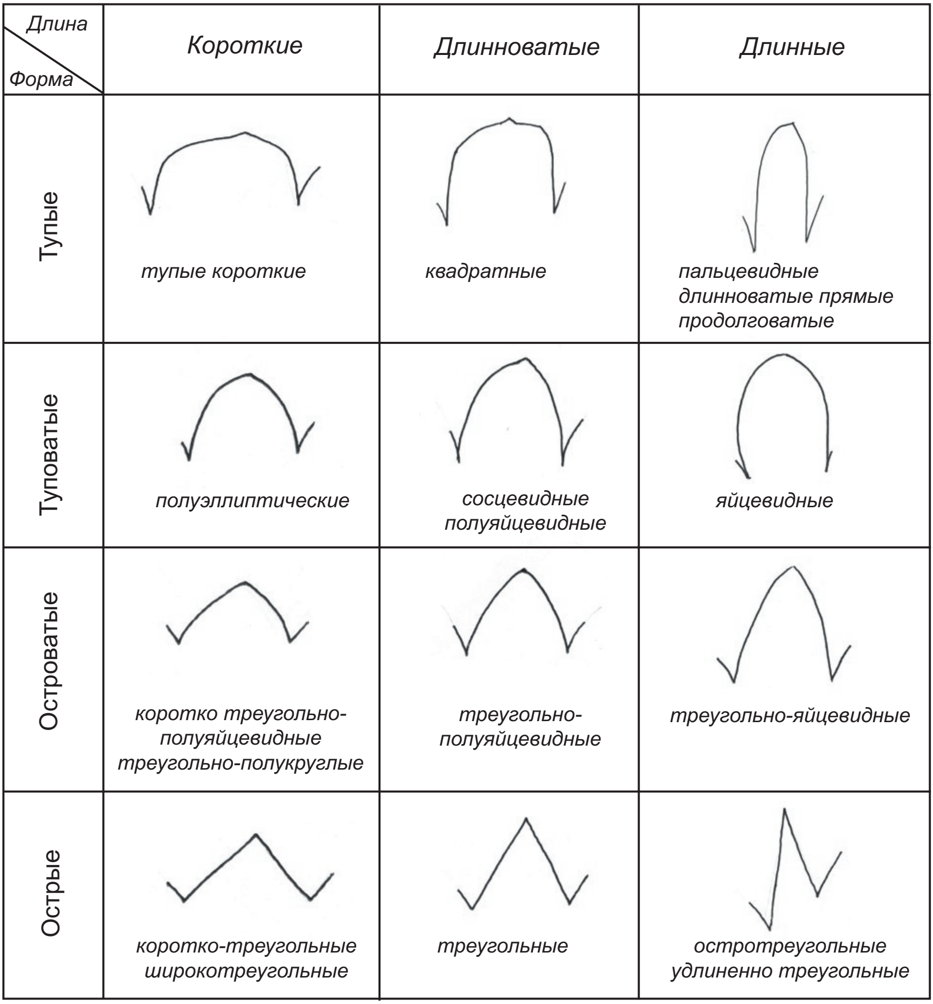


Рис. 13. Основные формы зубцов.

Кривизна – это соотношение выпуклости сторон зубцов. У прямого зубца обе стороны выпуклые. Кривой имеет сильно выпуклую латеральную и плоскую или вогнутую медиальную сторону, либо наоборот.

Скошенность – положение вершины относительно оси зубца. Прямой зубец – когда его вершина лежит на оси, а скошенный, когда смещена в сторону более, чем на 25˚.

Направление (отклонённость) – это угол наклона медианы зубца относительно оси лопасти (рис. 10).

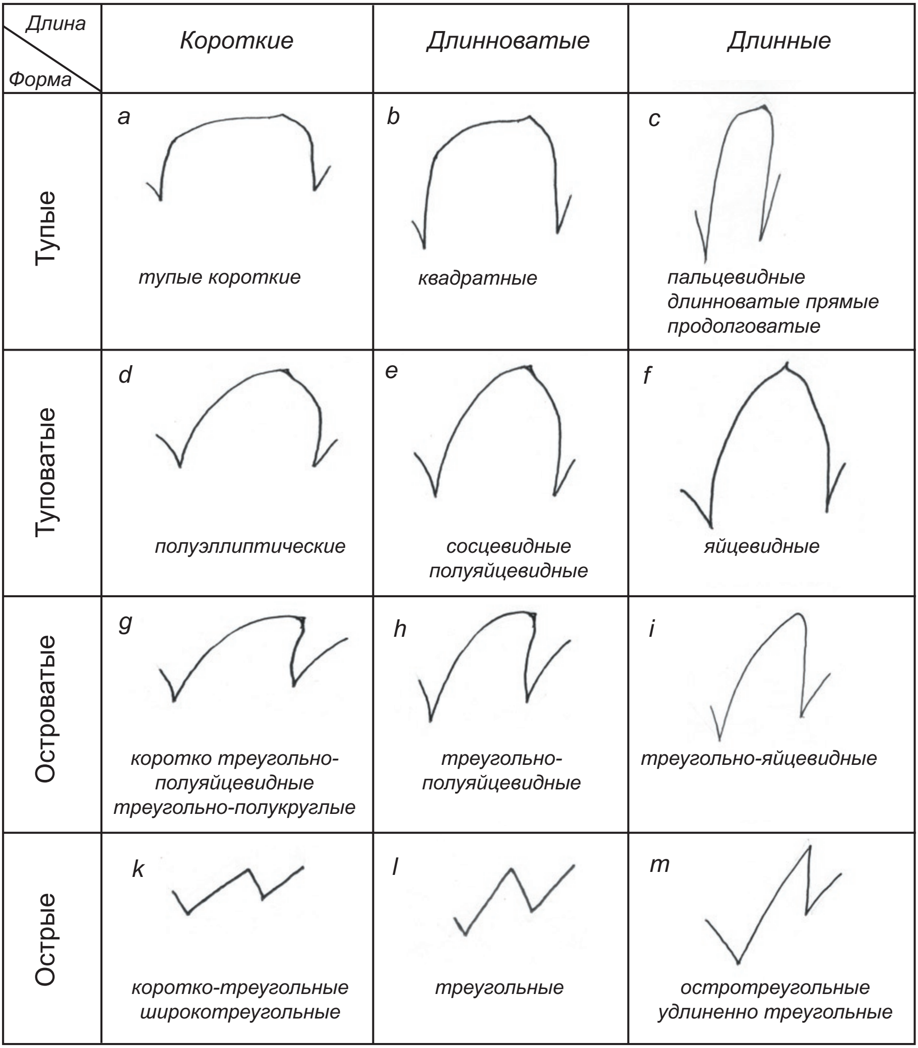


Рис. 14. Основные формы скошенных зубцов лопастей листа.

Равновеликость на протяжении лопасти. Она подразумевает соотношение длины зубцов в верхней и нижней части лопасти. Зубцы считаются равновеликими, если размер нижнего и стандартного зубцов не отличаются по размеру более, чем в 1,5 раза. Неравновеликие отличаются более, чем в 2 раза.

Хотя эти свойства отчасти коррелируют, например, из скошенных зубцов на рис. 14 только зубцы g, h, i кривые, тем не менее, каждое из них характеризует отдельное явление. В пределах одного растения форма зуб-

цов заметно варьирует, однако является характерной для отдельных листовых формаций. Также имеется корреляция между формой зубцов и формой лопастей: на длинных лопастях, например, зубцы чаще неравновеликие и всегда неравносторонние.

1.5. Цветонос

1.5.1. Организация системы осей

Отмечены сложности, с которыми сталкивались исследователи при изучении и характеристике соцветий манжеток, и неточности в их описании (Fröhner, 1975). Очевидной причиной этого является то, что соцветие манжеток состоит из трех различно устроенных иерархически организованных элементов.

Традиционный физиономический подход (Кузнецова, 1992) не позволяет охватить все три структурных уровня иерархии одновременно, а лишь два нижних или два верхних, так как он подразумевает в случае нескольких структурных уровней аналогичный характер строения (ветвления, по крайней мере), что позволяет выявить гомологии. У манжетки каждый элемент имеет свой характер ветвления, а в случае двух верхних уровней мы имеем пример многократного ветвления с возможностями вариаций строения, потому в этом случае традиционный подход мало эффективен.

Иерархию уровней мы выстраиваем в порядке, который предполагает концепция архитектурных моделей, т.е по возрастанию порядка ветвления. При этом филогенетически становление уровней происходило в обратной последовательности.

Первый уровень (уровень общего соцветия) – цветоноса в целом, оси скелетного побега второго порядка) представлен, как уже говорилось, моноподиально очередно ветвящимся олиственным побегом (рис. 1). Первый уровень – рацемозное фрондозное закрытое соцветие.

Второй уровень – единичных соцветий – представлен многократно симподиально супротивно ветвящимися побегами с редуцированными листьями в узлах (брактеями). Второй уровень – цимозное брактеозное закрытое соцветие.

Третий уровень – элементарных (парциальных) соцветий, монохазиев – представлен многократно симподиально очередно ветвящимися побегами, каждый из которых несет по одному цветку. Третий уровень – цимозное эбрактеозное закрытое соцветие.

С точки зрения описательного подхода соцветие манжетки трактуется как «клубочки, собранные в щитковидно-метельчатое соцветие» (Юзепчук, 1941), «цимозные соцветия-клубочки, собранные в метельчатое или щитковидно-метельчатое общее соцветие» (Тихомиров, 2001). В обоих, по сути аналогичных описаниях, существуют по меньшей мере 2 неточности. Во-первых, поверхностно описывается строение «клубочков», а во-вторых, как строение метелки, так и щитка подразумевает моноподиальное ветвление, а мы, как упоминалось выше, на втором уровне имеем ветвление симподиальное. Объединенная структура первого и второго уровней должна описываться как тирс, точнее фрондозный закрытый тирс (Тихомиров и др., 1995). Обобщая, мы приходим к описанию соцветия манжетки как «основных соцветий-монохазиев, построенных по типу завитка или извилины, собранных в общее соцветие-тирс».

1.5.1.1. Стебель

Цветоносные стебли формируются из пазушных почек прикорневых листьев генеративной зоны корневища. В пазухах нижних листьев почки не закладываются {совокупность этих узлов – вегетативная часть стебля – типичная зона торможения [по Troll (1959, 1964)]} (рис. 1). В пазухах верхних листьев закладываются генеративные почки, дающие начало веточкам соцветия (генеративная часть стебля) – зона обогащения [по Troll (1959, 1964)]. Таким образом, в типичном случае вегетативные почки на стебле не закладываются (Петухова, 1977).

Основные морфологические признаки:

- высота стебля – расстояние по прямой от основания стебля до верхушки, и длина – расстояние от основания до верхушки по ходу стебля. Довольно значимый признак – отношение длины стебля к длине черешка листа;

- направление роста стебля: прямостоячий, восходящий, извилистый;

- относительная длина вегетативной части;

- направление опушения (градации приблизительно соответствуют опушению черешка, но сильнее варьируют в различгых частях стебля);

- градации густоты опушения аналогичны таковым у листовой пластинки;

- характер опушения имеет следующие градации: равномерно доверху опушённый; постепенно голеющий кверху (на верхних междоузлиях опушение более рыхлое); постепенно голеющий кверху с голыми верхними междоузлиями; голый в генеративной части (опушённый только на нижних междоузлиях); полностью голый.

1.5.1.2. Единичное соцветие

В генеративной части стебля из пазушных почек стеблевых листьев образуются так называемые «единичные» соцветия в отличие от соцветия в целом (рис. 15). В отечественной литературе в том же смысле употребляют термин «веточки соцветия».

Единичные соцветия своей структурой во многом определяют внешний вид всего соцветия, количество развивающихся цветков и характеризуются множеством признаков, имеющих таксономическое значение. Тем не менее, их строение описывается обычно весьма скупо.

Единичные соцветия многократно ветвятся: единственный побег первого порядка выходит из пазухи стеблевого листа и оканчивается терминальной структурой, образующейся в узле, окруженном брактеями. Из этого же узла развиваются две боковые структуры, (из двух супротивно расположенных почек). В случае, если в качестве боковой структуры выступает побег второго порядка, описанная ситуация повторяется далее. Таким образом, формируется структура, которую можно назвать дихазиальной. Наиболее типичным можно считать строение промежуточного узла, при котором в качестве терминальной структуры выступает одиночный цветок, а в качестве боковых – побеги следующего порядка (рис. 16). В качестве боковых структур могут выступать и побеги, и одиночные цветки, и монохазии. Для конечного

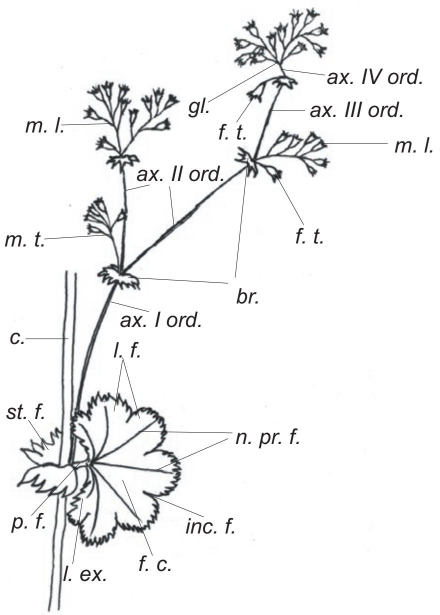


Рис. 15. Строение отдельного соцветия (флоральной единицы).

Примечание. r. I (II, III, IV) ord. – ось I (II, III, IV) порядка; br. – брактея; c. – стебель; f. c. – стеблевой лист; f. t. – терминальный цветок; gl. – «клубочек», узел с редуцированной брактеей; inc. f. – надрез листа; l. f. – лопасти стеблевого листа; l. ex. – краевая лопасть; m. l. – боковой монохазий; m. t. – терминальный монохазий; n. pr. f. – главные жилки стеблевого листа; p. f. – черешок стеблевого листа; st. f. – прилистник стеблевого листа.

(терминального) узла – цветок в качестве терминальной и монохазии в качестве боковых (рис. 16). Это так называемое двухветочное (zweispaltig) строение (Fröhner, 1975). Заметим, что нередко встречающееся указание в ключах на количество цветков в «клубочке» может по недоразумению при определении быть приравнено ко всем структурам конечного узла. Тем не менее, широко распространены варианты, имеющее иное, не типичное строение.

В качестве терминальной структуры (только формально, по названию) не только цветок и монохазий, но и побег. Таким образом, узел приобретает т.н. трёхветочное строение, по мнению S. Fröhner'а (1975) совершенно не свойственное группам, встречающимся в Средней России. Подобный случай мы можем рассматривать как рекапитуляцию к моноподиальному ветвлению, хотя причиной его может быть и укорочение до сидячего положения оси первого порядка латеральной структуры. Встречающиеся указания Fröhner'а (1975) на возможность формирования в качестве терминальной структуры нескольких одиночных цветов представляется нам принципиально ошибочной. Это пример неправильной интерпретации нескольких морфологически возможных вариантов: 1) в случае укорочения ножки монохазия нижний его цветок можно принять за «дополнительный» терминальный (рис. 17d); 2) терминальная структура представлена редуцированным немногоцветковым монохазием с сильно укороченной осью (рис. 17e). По ряду признаков, прежде всего, отличиям в характере опушения от вегетативной части, редукции листьев (превращению их в брактеи) именно единичное соцветие является настоящей флоральной единицей (Кузнецова, 1992).

Совокупность всевозможных вариантов строения узлов и их комбинаций, длина веточек и их положение формируют существующее многообразие форм соцветий манжеток. Традиционно описываются такие его признаки как «плотность» (обусловлена прежде всего длиной веточек), «густота» (длиной веточек, интенсивностью ветвления, количеством цветков в монохазии), «ширина» (интенсивностью ветвления, длиной веточек и величиной угла, под которым отходят веточки от узлов), «много/малоцветковость» (зависит от множества особенностей, в первую очередь, интенсивности

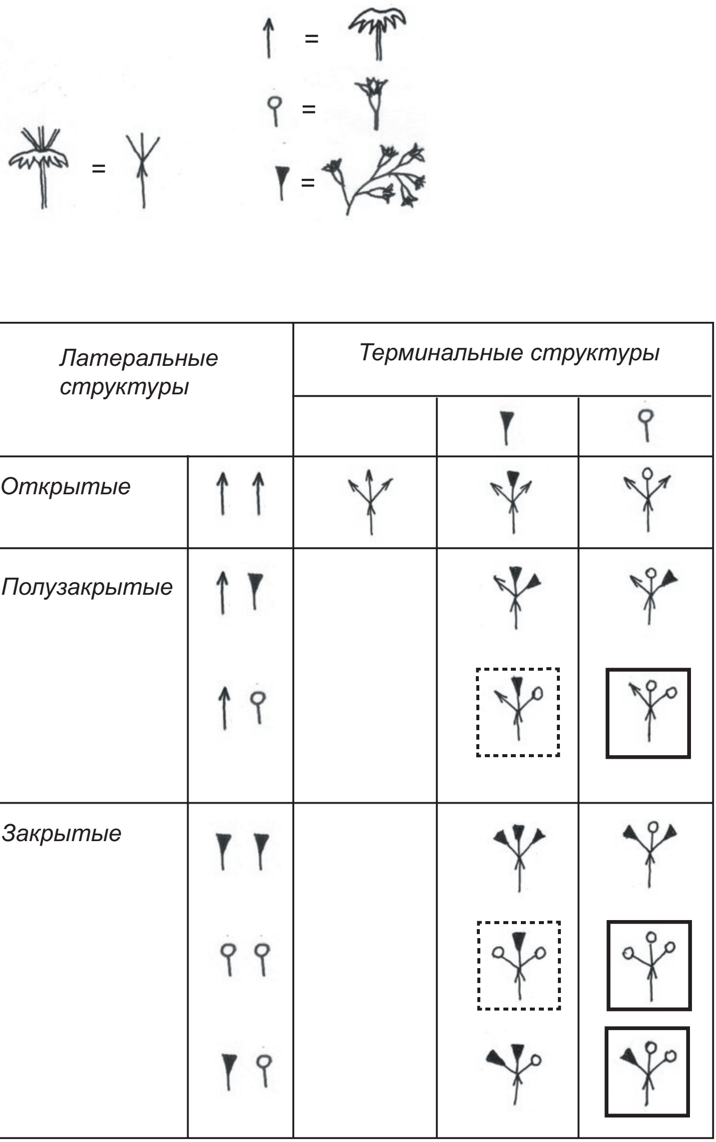


Рис. 16. Основные варианты строения узлов единичного соцветия.

Примечание. В пунктирной рамке – гипотетические, не реализуемые варианты; в сплошной рамке – варианты с выраженной редукцией.

ветвления и количества цветков монохазия), опушение веточек различных порядков. Из вышесказанного понятно, что все эти признаки комплексные, неплохо передают облик соцветия, но не достаточно чёткие для сравнения видов.

Формализовав эти признаки, можно получить следующие показатели:

- количество единичных соцветий (без учёта терминального);

- длина нижнего единичного соцветия (н.е.с.);

- длина веточки 1 порядка ветвления н.е.с., и относительная длина от длины н.е.с.;

- его длина относительно длины стебля и «его» междоузлия (междоузлие над узлом, от которого отходит соцветие);

- максимальный порядок ветвления н.е.с.;

- количество узлов н.е.с.;

- характер опушения; его градации: веточки равномерно опушённые, голеющие кверху, голые;

- угол между веточками (латеральными) в узлах: очень острый – до 30˚, острый – до 45˚, островатый – до 60˚, почти прямой – до 90˚, тупой – более 90˚.

1.5.1.3. Монохазий

Парциальное соцветие имеет типичное монохазиальное строение (Fröhner, 1975, 1995). В общем случае необходимо выделять в его строении следующие элементы (рис. 17a): ножка клубочка (нижняя часть побега первого порядка – от брактеи до основания цветоножки нижнего цветка), ось клубочка (совокупность отрезков побега от основания цветоножки нижнего до основания цветоножки верхнего цветка), брактеолы, а также непосредственно цветоножки и сами цветки. Доказательством симподиального характера ветвления этого соцветия является наличие в редких случаях брактеолы на цветоножке первого цветка (закрытый побег первого порядка), из пазухи которой выходит следующий цветок (рис. 17c). Причем это атавистическое явление наблюдается с разной частотой у различных таксономических групп.

В отечественной традиции соцветие третьего уровня называют клубочком. Мы не можем принять этот термин, так как его трактовка может быть весьма неоднозначна, в связи с тем, что это понятие недостаточно морфологически определённое: клубочком могут оказаться весьма различные структуры, практически любая терминальная закрытая структура (рис. 17d и 17e): это может быть и монохазий, и несколько монохазиев с терминальным цветком, и компактные структуры нескольких порядков ветвления. Мы остановимся на термине «монохазий».

Традиционно как систематический признак используют «плотность» монохазия, слагающуюся из длины оси, особенностей расположения на ней цветков, длины цветоножек, размера цветков (т.е. этот признак в значительной мере составной и гетерогенный). В случае укорочения оси монохазий

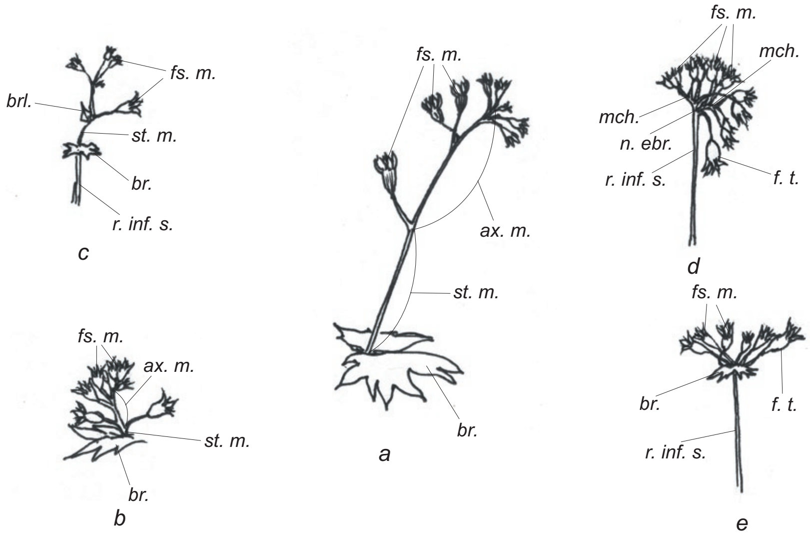


Рис. 17. Строение монохазиев.
a – длинноножковый терминальный монохазий; b – коротконожковый терминальный монохазий; c – монохазий с брактеолой; d – терминальный «клубочек» на узле с редуцированной брактеей; e – терминальный «клубочек» с редуцированными ножками и осями монохазиев.

Примечание. brl. – брактеола; fs. m. – цветки монохазия; st. m. – ножка монохазия; br. – брактея; r. inf. s. – веточка отдельного соцветия; ax. m. – ось монохазия; mch. – латеральный монохазий; n. ebr. – узел с редуцированной брактеей; f. t. – терминальный цветок.

приобретает вид, из-за которого его называют «ложным зонтиком» (Fröhner, 1975). Очень часто наблюдается нетипичное строение «узлов» (рис. 17d и 17e), в частности, наблюдается редукция ножки и оси клубочка, редукция брактеи (в этом случае веточка единичного соцветия непосредственно переходит в ножку монохазия, при этом первая, как правило, опушена, а последняя – голая). В целом данные признаки имеют таксономическую приуроченность и довольно значимы в различении видов и других таксонов. Наиболее развиты осевые структуры у терминальных монохазиев (рис. 17a и 17b).

Из признаков, заслуживающих внимания:

- количество цветков;

- длина ножки и оси терминального и латерального монохазиев относительно длины цветоножки нижнего цветка соответствующего монохазия;

- внешний облик монохазия: ложнозонтиковидный (с укороченной осью), извилина (с удлинённой осью и неодносторонним расположением цветков), завиток (с удлинённой осью и односторонним расположением цветков);

- наличие многочисленных безбрактейных разветвлений в терминальных структурах;

- редукция осевых структур монохазия.

1.5.2. Стеблевой лист

На нижних узлах стебля (в вегетативной зоне) стеблевые листья отсутствуют. Самые нижние из листьев генеративной зоны черешковые, верхние – сидячие, и те и другие с прилистниками. Особое внимание уделяют самым верхним стеблевым листьям, так называемым стипулиям, у которых пластинка и прилистники мало отличаются друг от друга. Структура стеблевых листьев сходна с прикорневыми.

Наиболее значимые признаки (указываются для листа при самом нижнем единичном соцветии):

- форма листа и форма лопасти;
- общее количество зубцов листа и лопасти;
- длина черешка относительно длины листа;
- степень рассечения листа;
- количество лопастей.

1.5.3. Цветок

Цветки манжеток мелкие, апопетальные, обоеполые (рис. 18). Гипантий с железистым кольцом в зеве, опадающий вместе с плодом при созревании. Тычинки в числе 4, прикрепляющиеся в зеве гипантия между чашелистиками, с короткими нитями. Пыльники интрорзные. Гинецей мономерный, пестик, заключенный в гипантии, с нитевидным, почти гипобазическим стилодием и головчатым рыльцем. Семяпочка одна, базальная, анатропная, крассинуцеллятная. Плод – одночленная амальтея (орешек с оболочкой из гипантия) (Тихомиров, 2001).

1.5.3.1. Цветоножка

Основные признаки цветоножек следующие:

- характер опушения (рис. 19);
- наличие утолщения на верхушке (рис. 20);
- длина цветоножки нижнего цветка монохазия относительно длины его гипантия.

1.5.3.2. Гипантий

Гипантий с железистым кольцом в зеве (диск), опадающий вместе с плодом при созревании. Гипантий образуется в результате срастания цветоложа, чашелистиков и листочков подчашия.

Форма гипантия – различной, специфичной для видов формы (рис. 21). Основные параметры – относительная длина гипантия, расположение самого широкого участка гипантия, форма основания. Представленные типы не абсолютные и независимые, а лишь морфологические, описательные. Форма гипантия меняется в процессе развития цветка и по мере созре-

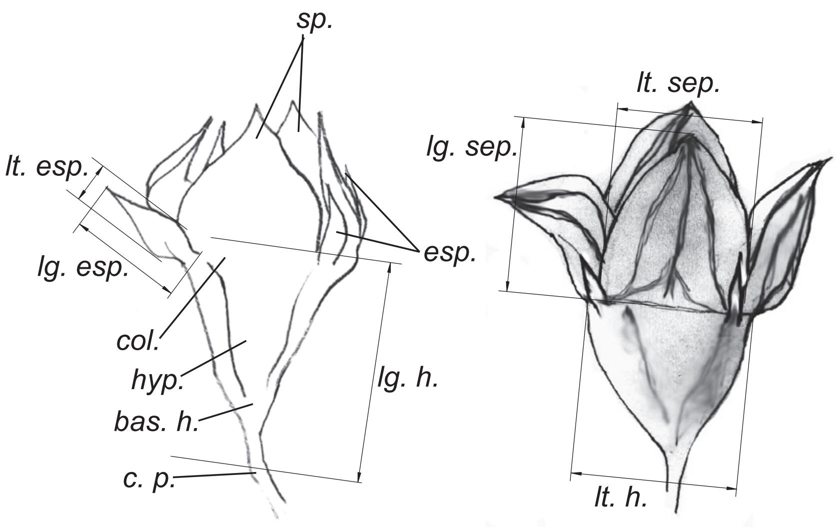


Рис. 18. Строение цветка.

Примечание. bas. h. - основание гипантия; col. - шейка гипантия (верхняя часть гипантия на уровне отхождения чашелистиков); c. p. - верхушка цветоножки; hyp. - гипантий; sp. - чашелистики; esp. - листочки подчашия.

Правила измерения: lg. h. - длина гипантия (измеряется от верхушки цветоножки до шейки (места отхождения чашелистиков)); lt. h. - ширина гипантия (измеряется в области шейки); lg. sep - длина чашелистика; lt. sep. - ширина чашелистика (измеряется в самом широком участке); lg. esp. - длина листочка подчашия; lt. esp. - ширина листочка подчашия (измеряется в самом широком участке).

вания плода (рис. 22), поэтому указание формы гипантия, характерной для вида, требует соотнесения со стадией развития. При характеристике формы недопустимо использовать нераспустившиеся цветки. Для указания формы гипантия в цветущем состоянии можно использовать самые верхние в монохазии из распустившихся цветков (причём предпочтительно при этом наличие нераспустившихся цветков), а для формы при плодоношении – самые нижние в монохазии либо терминальные. При этом естественно, что форма

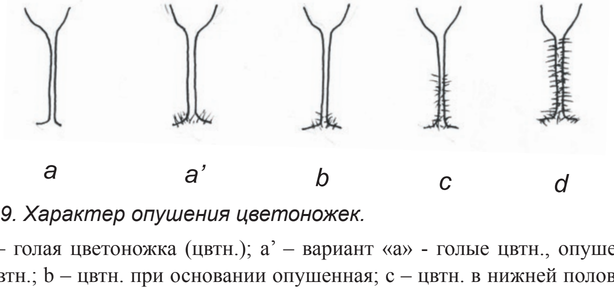


Рис. 19. Характер опушения цветоножек.

a – голая цветоножка (цвтн.); a’ – вариант «a» - голые цвтн., опушенная ось монохазия при цвтн.; b – цвтн. при основании опушенная; c – цвтн. в нижней половине опушенная; d – цвтн. по всей длине опушенные.

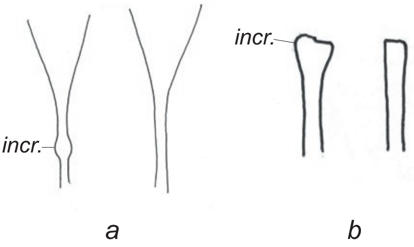


Рис. 20. Строение цветоножек.

Примечание. Схемы цветков (a) и цветоножек (b); слева – с утолщением верхней части цветоножки, справа – без утолщения.

гипантия при плодах более постоянна.

Как показатель **размера цветка** мы используем длину гипантия. **Длина гипантия** измеряется от основания чашелистика (это более плотный участок гипантия, где крепится т.н. диск) до места перехода в цветоножку, которое часто при высыхании сглаживается;

Ширина гипантия измеряется в области диска у основания чашелистиков (шейка), также вычисляется отношение ширины к длине;

Густота опушения гипантия выражается качественно (густое, рыхлое и т.п.). Хотя эти обозначения интуитивно понятны, их достаточно сложно формализовать. Количественная характеристика в виде непосредственного подсчёта волосков трудоёмка, и,

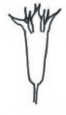
Положение широчайшей части / Длина	В верхней части, в области шейки: Основание гипантия острое	В верхней части, в области шейки: Основание гипантия округлое	Ясно выраженный широчайший участок отсутствует	В средней или нижней части
Короткий	короткообратно-конический	коротко-колокольчатый полушаровидный	бочонковидный	шаровидный округлый
Нормальный	воронковидный обратноконический	колокольчатый	цилиндрический	кувшинчатый
Длинный	узкообратноконический	удлиненно-колокольчатый узкоколокольчатый	 трубчатый	удлиненно-кувшинчатый

Рис. 21. Основные формы гипантия цветка.

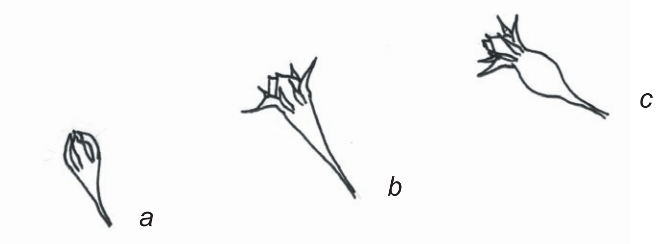


Рис. 22. Пример изменения формы гипантия в процессе развития цветка.
a - бутонизация (обратноконический гипантий); b - цветение (узкообратноконический); c - плодоношение (удлинённокувшинчатый).

с учётом возможных погрешностей и степени вариации, не вполне целесообразна.

Тип распределения опушения гипантия (или просто – тип опушения): основные варианты представлены на рис. 23. Для голых гипантиев характерно полное отсутствие опушения, либо изредка присутствие 1, максимум 2 волосков (для большинства видов такие уклонения полностью исключены, а для некоторых вполне обычны).

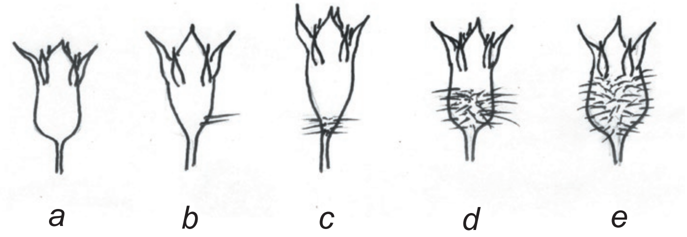


Рис. 23. Типы распределения опушения гипантия.
a – гипантий голый; b – г. с единичными волосками; c – г. при основании равномерно опушенный; d – г. в нижней половине опушенный; e – г. полностью опушенный.

Характер опушения – соотношение у особи цветков с различными типами распределения опушения. Этот признак приобретает особое значение у видов со слабо опушёнными гипантиями. Самые важные варианты: все равно опушённые; с единичными голыми гипантиями; порядка половины гипантиев монохазия голые; с единичными гипантиями рыхло опушёнными.

Более перспективно для описания характера опушения использование формул опушения. Например - 4b6c, что означает, что 40% цветков имеют тип опушения b (согласно рис. 23), а остальные 60% - тип c. Возможно использовать в качестве коэффициентов также дробные числа и «+» для случаев, когда тип встречается очень редко. Для вида такая формула может быть не одна, как у *A. monticola*, когда встречаются особи со слабым опушением и особи с густым опушением.

Опушение гипантиев может быть отстоящим и прилегающим, а также шелковистым.

При характеристике опушения необходимо просматривать максимальное количество цветков, особое внимание уделяя нижним цветкам монохазия и, непременно, терминальным.

1.5.3.3. Околоцветник

Чашелистиков и листочков подчашия по 4, остающихся. Как таксономические признаки рассматривают:

- форма (согласно применяемым в морфологии обозначениям формы листовой пластинки);
- абсолютная длина, а также относительная к длине гипантия и друг к другу;
- абсолютная ширина, а также относительная друг к другу;
- отношение ширины к длине;
- тип опушения наружной и внутренней поверхностей (рис. 24).

a b c d e

Рис. 24. Типы опушения чашелистиков.

a – чашелистик (чшл.) голый; b – чшл. реснитчатый; c – мелкобородчатый; d – в верхней половине волосистый; e – полностью опушенный.

Глава 2. Ключ для определения видов манжеток

Представленный ниже ключ отступает от традиции построения ключей, сложившейся как в нашей стране (Юзепчук, 1941; Тихомиров, 2001), так и за рубежом (Walters, Pawłowski, 1968; Fröhner, 1995). Основаниями для подобной трансформации мы видим следующее. Ряд видов, характерных для Нижегородского Поволжья, имеет весьма вариабельное опушение гипантиев, что неадекватно отражается в обычных модальностях данного признака, и использование этого признака в начальных разводящих тезах сильно повышает риск неверного выбора пути. Аналогичная ситуация наблюдается в отношении опушения черешков. В силу этого данные признаки были перемещены на более низкий уровень ключа.

При использовании данного ключа особое внимание следует уделить тщательности и правилам проведения измерений, в частности, длины центральной зоны. Измерять её необходимо на самых нижних (самых ранних) из 7-лопастных листьев (если не оговорено иное). Градации качественных признаков подробно описаны в предыдущей главе. Данный ключ изначально не предназначен для определения экземпляров в раннем генеративном состоянии, геликоморфных экземпляров (т.е. у которых в предыдущем году отмерла верхушечная почка главного побега (из-за выпревания, засухи, объедания животными или других причин), вследствие чего вегетативная сфера формируется из боковых почек и онтогенетически соответствует ювенильному или виргинильному ссотоянию, и в то же время присутствуют полноценные генеративные побеги) и других экоморф и онтогенетических состояний (включая позднелетние экземпляры), когда либо отсутствуют типично развитые органы, либо признаки их сильно уклоняются.

***

1. Отношение длины центральной зоны к длине 7-лопастного листа с самыми короткими лопастями менее или равно 0,68 (в отсутствии 7-лопастных листьев измерять 9-лопастные листья с самыми длинными лопастями) 2

0. Отношение длины центральной зоны к длине 7-лопастного листа от 0,69 до 0,78 25

00. Отношение длины центральной зоны к длине 7-лопастного листа более 0,78 45

2. Максимально длинные лопасти дуговидные, трапециевидные или широкотреугольные 3

0. Максимальной длины лопасти полукруглые, равносторонне треугольные или полуяйцевидные 4

00. Максимальной длины лопасти яйцевидные, треугольные, удлиненнотреугольные или удлиненнотрапециевидные (прямоугольные) 17

3. Опушение черешков вверх направленное . . . . **A. plicata** Buser

Редкий вид, встречи которого приурочены к долинам Оки и Волги, древне-аллювиальным террасам. Встречается по лугам, пойменным дубравам, нарушенным участкам.

Общее распространение: Сканд., Ср. Евр., Вост. Евр. (сев.-зап., в центр. и к вост. по долинам крупных рек).

Флорогенетическая группа: мигранты из Западной Европы.

0. Опушение черешков горизонтально или вниз направленное . . . . **A. mininzonii** Czkalov

Довольно обычный вид. По лугам и опушкам лесов.

Общее распространение: эндемик Среднего Поволжья

Флорогенетическая группа: эндемики Поволжья (старые).

4. Стебли в верхней половине (генеративной части) голые 5

0. Признаки иные, т.е. стебли в верхней половине б.м. опушенные 7

5. Опушение черешков и стебля горизонтальное или вниз направленное, лопасти листьев треугольные . . . . **A. stellaris** Juz.

Редкий вид, встречи которого приурочены к долине Волги. Светлые луга и опушки.

Общее распространение: эндемик Среднего Поволжья, Вост. Евр. (сев.-зап., центр., повол.).

Флорогенетическая группа: эндемики Поволжья (старые).

0. Опушение на черешках прикорневых листьев и стеблях вверх направленное, лопасти листьев дуговидные, квадратные, трапециевидные 6

6. Главные жилки при основании голые. . . . .**A. fokinii** Juz.

Очень редкий вид, исключительно в бассейне р.Вятки. Луга.

Общее распространение: эндемик Среднего Поволжья.

Флорогенетическая группа: эндемики Поволжья (молодые).

0. Главные жилки при основании опушенные . . . .**A. maradykovensis** Czkalov

Редкий вид. По лужайкам. В бассейне р. Вятки.

Общее распространение: эндемик Среднего Поволжья.

Флорогенетическая группа: эндемики Поволжья (молодые).

7. Все листья округлые (с параллельно расположенными краевыми лопастями) 8

0. Все или хотя бы часть листьев (нижние или средние) почковидные (с сильно расходящимися краевыми лопастями) или округло-почковидные (со сближенными цельными частями краевых лопастей) . . 11

8. Гипантии все б.м. опушенные 9

0. Хотя бы часть гипантиев голая 10

9. Опушение черешков и стеблей вверх направленное, иногда почти прижатое, цветоножки голые, лопасти верхних листьев полуяйцевидные, треугольно-яйцевидные, треугольные . . . . **A. conglobata H. Lindb.**

(*A. juzepczukii* auct. non Alechin, p.p.)

Обычный вид, встречающийся чаще по суховатым открытым местам, но не избегающий и влажных притененных участков. Луга, опушки лесов, ольшаники.

Общее распространение: Вост. Евр. (сев.-зап., центр., Поволжье, вост.)

Флорогенетическая группа: восточно-европейская.

0. Опушение черешков и стеблей б.м. вниз направленное, цветоножки б.м. опушенные (иногда почти до цветка), лопасти верхних листьев полукруглые. . . . . **A. gibberulosa** H. Lindb.

Довольно редкий вид, встречи которого приурочены к долинам крупных рек. Встречается на мезофильных и мезоксерофильных, обычно открытых лужайках.

Общее распространение: Вост. Евр. (сев.-зап., в центр. и к вост. по долинам крупных рек).

Флорогенетическая группа: эндемики Восточной Европы.

10(8). Все гипантии голые, верхние лопасти б.м. округлых очертаний . . . . **A. substrigosa** Juz.

Обычный вид. По самым разнообразным местообитаниям.

Общее распространение: эндемик Среднего Поволжья.

Флорогенетическая группа: эндемики Поволжья (старые).

0. Гипантии хотя бы части нижних цветков монохазия и терминальных цветков рыхло опушенные (с-тип), лопасти верхних листьев (равносторонне-)треугольной формы, иногда притупленные . . . . **A. zimoenkensis** Czkalov

Нередко, в Правобережье чаще. Как по сухим, так и по свежим, открытым и тенистым местам, мелколиственным лесам и пойменным дубравам.

Общее распространение: эндемик Среднего Поволжья.

Флорогенетическая группа: эндемики Поволжья (молодые).

11(7). Гипантии опушенные (хотя бы нижние цветки монохазия при основании) 12

0. Гипантии голые либо несущие по 1-2 волоска 16

12. Опушение черешков прикорневых листьев и стебля сильно вверх направленное, иногда почти прижатое, зубцы лопастей малочисленные (по 6-7 с каждой стороны), растение серебристо опушенное . . . . **A. glaucescens** Wallr.

(*A. minor* auct. non Huds., *A. pubescens* Lam.)

Редкий вид, встречи которого приурочены к долине р. Волги. Приурочен к суховатым открытым и возвышенным участкам: суходолы в верхних частях склонов, опушки сосняков.

Общее распространение: Сканд., Ср. Евр., Вост. Евр. (сев.-зап., в центр. и к вост. по долинам крупных рек), Средиз., Сев. Ам. (занос)

Флорогенетическая группа: мигранты из Западной Европы.

0. Признаки иные, в частности, опушение не вверх направленное 13

13. Опушение гипантиев рыхлое (b-, с-типов), большая часть цветков с голыми гипантиями, а у нижних цветков монохазия и терминальных они

часто опушённые . . . . **A. pustynensis** Czkalov

Нечасто, преимущественно по флювиогляциальным районам Правобережья. По открытым и тенистым лужайкам в лесах.

Общее распространение: эндемик Среднего Поволжья.

Флорогенетическая группа: эндемики Среднего Поволжья (молодые).

0. Цветки опушены примерно в равной степени: густо до половины или доверху гипантия 14

14. Цветоножки опушенные . . . . **A. hirsuticaulis** H. Lindb.

Редкий вид, встречи которого приурочены к долине р. Волги. Приурочен к суховатым открытым и возвышенным участкам: суходолы в верхних частях склонов, опушки сосняков.

Общее распространение: Сканд., Ср. Евр., Вост. Евр. (сев.-зап., в центр. и к вост. по долинам крупных рек), Средиз., Сев. Ам. (занос)

Флорогенетическая группа: мигранты из Западной Европы.

0. Цветоножки голые. 15

15. Цветки очень мелкие (дл. гипантия самых крупных цветков в сухом состоянии 1,0-1,2 мм), в плотных монохазиях (с короткими цветоножками), на растопыренных (под тупыми углами) веточках. Лопасти дуговидные – полукруглые – полуяйцевидно-треугольные, у верхних листьев с 6-8(9) крупными острыми прямыми зубцами с надрезом менее глубоким . . . . **A. glyphodonta** Juz.

Нередко, по лугам и опушкам. Встречается в Заволжье, но чаще и обильнее в Правобережье.

Общее распространение: эндемик Верхнего и Среднего Поволжья.

Флорогенетическая группа: эндемики Поволжья (молодые).

0. Цветки средние (дл. гипантия в сухом состоянии 1,3-1,5 мм), на веточках, отходящих под острыми углами. Лопасти дуговидные – полукруглые – полуяйцевидные (притупленные) – удлиненнотрапециевидные (или яйцевидные), у верхних листьев с 8-10(11) мелкими острыми скошенными треугольно-яйцевидными зубцами с надрезом длиной до половины длины лопасти и более . . . . **A. schistophylla** Juz.

Нередко, практически по всей территории на древнеаллювиальных отложениях. Суховатые, реже заливные луга.

Общее распространение: Вост. Евр. (сев.-зап., центр., к вост. по долинам крупных рек).

Флорогенетическая группа: эндемики Восточной Европы.

16 (11). Самые верхние листья почковидные с широкой вырезкой, полукруглыми лопастями с 7-8(9) зубцами с каждой стороны, гипантии цветков при цветении колокольчатые, при плодах кувшинчатые или шаровидные . . . . **A. sarmatica** Juz.

Довольно обычно. По суховатым открытым участкам.

Общее распространение: Сканд., Ср. Евр., Вост. Евр. (зап., сев.-зап., центр. повол., вост.).

Флорогенетическая группа: восточно-европейская.

0. Самые верхние листья округлые, иногда с перекрывающимися

краевыми лопастями, их лопасти полуяйцевидные с 9-10(11) зубцами с каждой стороны, гипантии при цветении удлиненно-колокольчатые или цилиндрические при плодах колокольчатые, кувшинчатые . . . . **A. sormovensis Czkalov, nom. prov.**

Нередко, по всей территории. По мезофильным луговинам и опушкам, обычно светлым.

Общее распространение: эндемик Среднего Поволжья.

Флорогенетическая группа: эндемики Поволжья (молодые).

17 (2). Монохазии с удлиненной осью (более длины цветоножки нижнего цветка монохазия) 18

0. Монохазии с укороченной осью (короче цветоножки нижнего цветка монохазия) 20

18. Верхние листья почковидной формы с широкой выемкой . . . . **A. lessingiana** Juz.

Очень редкий вид. По опушкам широколиственных лесов и их производных.

Общее распространение: Вост. Евр. (вост.).

Флорогенетическая группа: предуральская.

0. Верхние листья округло-почковидные или округлые 21

19. Листья густо опушенные, часто с притупленными лопастями (удлиненно-трапециевидными), опушение чаще явственно кверху направленное, иногда почти прижатое, реже горизонтальное, но при основании листовой пластинки б.м. кверху направленное, гипантии голые . . **A. micans** Buser

(*A. gracilis* Opiz)

Обычный вид. По всевозможным местообитаниям: от антропогенных до тенистых ольшаников.

Общее распространение: Средиз., Сканд., Ср. Евр., Вост. Евр. (аркт., зап., сев-зап., центр., повол., вост.), Зап. Сиб.,Сев. Ам. и Австрал. (занос)

Флорогенетическая группа: евро-азиатская.

0. Верхние листья с треугольными или остротреугольными лопастями, опушены сверху только по складкам, краевым лопастям и зубцам, снизу между жилками почти голые, опушение черешков горизонтальное или, чаще, по всей длине или в нижней трети вниз направленное, гипантии нижних цветков монохазия нередко б.м.опушены (b-, c-тип) . . . . **A. tichomirovii** Czkalov

Обычный вид. Как по суховатым, так и по переувлажненным открытым местообитаниям. Суходольные и заливные луга, залежи.

Общее распространение: эндемик Среднего Поволжья.

Флорогенетическая группа: эндемики Поволжья (старые).

20 (17). Опушение черешков листьев и стеблей б.м. вверх направленное 21

0. Опушение черешков прикорневых листьев и стеблей горизонтально или вниз направленное. 22

21. Относительная длина надрезов больше: у 7-лопастных листьев

длина надрезов более 30% длины лопасти и более 10% длины листа, у 9 лопастных – более 20% длины лопасти и 6-14% длины листа. Количество зубцов краевой лопасти 7-лопастных листьев 5-6. Опушение явно вверх направленное иногда почти прижатое. Листья, как правило, даже нижние, округлые, хотя бывают и почковидными . . . . **A. conglobata** H. Lindb.

(*A. juzepczukii* auct. non Alechin, p.p.)

Обычный вид, встречающийся чаще по суховатым открытым местам, но не избегающий и влажных притененных участков. Луга, опушки лесов, ольшаники.

Общее распространение: Вост. Евр. (сев.-зап., центр., Поволжье, вост.)

Флорогенетическая группа: восточно-европейская.

0. Относительная длина надрезов меньше: у 7-лопастных листьев длина надрезов менее 20% длины лопасти и менее 6% длины листа, у 9 лопастных – менее 26% длины лопасти и менее 10% длины листа. Количество зубцов краевой лопасти 7-лопастных листьев (6)7-8. Опушение почти горизонтальное, несколько вверх направленное. Листья, как правило, округло-почковидные, самые верхние с узкими треугольно-яйцевидными лопастями . . . . **A. juzepczukii** Alechin

(*A. conglobata* auct. non H. Lindb., p.p.)

Редкий вид, приуроченный в основном к южному району флоры. По сухим открытым лужайкам.

Общее распространение: эндемик Среднего Поволжья.

Флорогенетическая группа: эндемики Поволжья (молодые).

22 (20). Гипантии всех цветков хотя бы до половины опушены 23

0. Все или часть гипантиев голые, волосистые гипантии опушены неодинаково 24

23. Нижние листья округло-почковидные или округлые, верхние листья с яйцевидными лопастями, с надрезами менее 30% длины лопасти . . . . **A. dasycrater** Juz.

Редкий вид, встречающийся в Заволжье, по долинам крупных рек, по суходолам.

Общее распространение: эндемик Среднего Поволжья.

Флорогенетическая группа: эндемики Поволжья (молодые).

0. Нижние листья почковидные, с очень широкой вырезкой (практически под 180º), верхние листья с лопастями удлиненно-трапециевидной (прямоугольной) формы (реже узкояйцевидной), с глубокими надрезами с длиной, равной половине длины лопасти и более . . . . **A. schistophylla** Juz.

Нередко, практически по всей территории на древнеаллювиальных отложениях. Суховатые, реже низинные луга.

Общее распространение: Вост. Евр. (сев.-зап., центр., к вост. по долинам крупных рек).

Флорогенетическая группа: эндемики Восточной Европы.

24 (22). Гипантии голые, удлиненноколокольчатые, цилиндрические. Листья округлые, с короткими надрезами (до 1,5 стандартных зубцов) . . . . **A. abramovii** Czkalov

Нечасто. По всей территории, но в Заволжье чаще. Открытые места: лужайки, опушки светлых лесов.

Общее распространение: эндемик Среднего Поволжья.

Флорогенетическая группа: эндемики Поволжья (молодые).

0. Хотя бы часть гипантиев опушена, они цилиндрической формы. Листья (за исключением самых верхних) почковидные, с глубокими надрезами (до 3 стандартных зубцов) . . . . **A. trichocrater** Juz.

Довольно редкий. Суховатые и свежие луга, опушки.

Общее распространение: эндемик Среднего Поволжья.

Флорогенетическая группа: эндемики Поволжья (молодые).

25 (1). Лопасти у нижних листьев дуговидные, у верхних до ширококотреугольных; из средних и верхних листьев хотя бы часть обязательно с притупленными (трапециевидными или плоскими) лопастями 26

0. Лопасти от дуговидных до (у верхних листьев) полукруглых и полуяйцевидных (реже треугольно-полуяйцевидных) 30

00. Лопасти от полукруглых до (у верхних листьев) треугольно-полуяйцевидных, треугольных, остротреугольных, удлиненнотрапециевидных 41

26. По характеру опушения цветки в монохазии не различаются: либо все голые, либо все довольно густо опушенные 27

0. По характеру опушения гипантии цветков в монохазии различаются: часть из них голая, часть б.м. опушенная (от рыхло до довольно густо опушенных) 29

27. Все гипантии голые 28

0. Все гипантии густо опушены хотя бы до половины . . . . **A. hebescens** Juz.

Очень редкий вид, известный из одного местонахождения. Приурочен к суховатым открытым лугам, светлым лесам.

Общее распространение: Вост. Евр. (центр. и вост.), Зап. и Вост. Сиб., Дальн. Вост., Монг.

Флорогенетическая группа: сибирская.

28. Листья округло-почковидные или округлые, надрезы довольно глубокие (2-3 длины стандартного зубца), зубцы островатые, треугольно-полуяйцевидные, оси единичных соцветий опушённые, гипантии обратноконические, цилиндрические . . . . **A. breviloba** H. Lindb.

Нередко. Преимущественно по открытым местам.

Общее распространение: Вост. Евр. (сев.-зап., в центр. и к вост.)

Флорогенетическая группа: эндемики Восточной Европы.

0. Листья преимущественно почковидные, реже округло-почковидные, надрезы коротковатые (1-1,5 длины стандартного зубца), зубцы острые, удлиненно-треугольные, оси единичных соцветий голые, гипантии узкообратноконические или трубчатые . . . . **A. kremlinensis** Czkalov, nom. prov.

Редкий вид, встречи которого приурочены к долине р. Волги. По открытым лужайкам,

задернованным склонам.

Общее распространение: эндемик Среднего Поволжья.

Флорогенетическая группа: эндемики Поволжья (молодые).

29 (26). Верхние листья опушены сверху только по складкам, краевым лопастям и зубцам, в остальном голые. Монохазии с короткой осью, округлые в очертаниях, гипантии колокольчатые, при плодах продолговатошаровидные, хотя бы часть цветков равномерно опушена хотя бы до половины . . . . **A. litwinowii** Juz.

Редкий вид, встречи которого приурочены к долинам Волги и Оки. Светлые лужайки.

Общее распространение: Эндемик Верхнего и Среднего Поволжья.

Флорогенетическая группа: эндемики Поволжья (молодые).

0. Верхние листья равномерно волосистые. Монохазии с длинноватой осью (более длины цветоножки), гипантии колокольчатые и при плодах, небольшая часть цветков иногда рыхловато опушена . . . . **A. prasina Juz.**

Довольно редкий вид, встречи которого приурочены к долине Волги. По открытым лужайкам.

Общее распространение: эндемик Среднего Поволжья.

Флорогенетическая группа: эндемики Поволжья (молодые).

30 (25). Стебли доверху (включая верхние междоузлия) опушенные 31

0. Стебли хотя бы на верхних междоузлиях голые 34

31. Все гипантии в той или иной степени опушенные 32

0. Часть цветков голые, часть более или менее опушена 33

00. Все цветки голые, чашелистики опушенные, листья округло-почковидные с острыми скошенными зубцами . . . . **A. homoeophylla** Juz.

Очень редкий вид, встречается только в долине р. Волги. По тенистым лужайкам.

Общее распространение: эндемик Среднего Поволжья.

Флорогенетическая группа: эндемики Поволжья (молодые).

32. Опушение черешков и стеблей явно вниз направленное, лопасти с 6-7 зубцами с каждой стороны, зубцы туповатые, коротковатые (короткотреугольно-полуяйцевидные), гипантии при плодах продолговато шаровидные . . . . **A. cheirochlora** Juz.

Редкий вид, встречается в южных и центральных районах «флоры», по лугам.

Общее распространение: эндемик Среднего Поволжья.

Флорогенетическая группа: эндемики Поволжья (молодые).

0. Опушение черешков и стеблей горизонтальное или чуть вниз направленное, лопасти с 8-9 зубцами с каждой стороны, зубцы островатые или туповатые, чуть скошенные сосцевидные, яйцевидные или треугольнояйцевидные, гипантии при плодах колокольчатые, реже округлые . . . . **A. monticola** Opiz

(*A. pastoralis* Buser)

Обычный вид. По открытым, хорошо освещенным, суховатым участкам.

Общее распространение: Сканд., Ср., Атл, Вост. Евр., Зап. и Вост. Сиб., Сев. Ам. (занос).

Флорогенетическая группа: евро-азиатская.

33 (31). Лопасти от полуяйцевидных до (у верхних листьев) равностороннетреугольных, треугольных, удлиненнотреугольных и удлиненнотрапециевидных; опушение преимущественно заметно вниз отклоненное; монохазии на длинных ножках с длинной осью (более 3 длин цветоножки); гипантии нижних (иногда и половина всех цветков) монохазия довольно равномерно хотя и рыхло опушены (c-, d-, e-тип) . . . **A. vorotnikovii** Czkalov

Довольно часто. По открытым, но нередко и по тенистым лесам. Влажные и мезофильные луга, широколиственные леса и их дериваты.

Общее распространение: эндемики Среднего Поволжья.

Флорогенетическая группа: эндемики Поволжья (старые).

0. Монохазии на короткой ножке или сидячие, ось также короткая или редуцированная . . . . **A. monticola** Opiz

(*A. pastoralis* Buser)

Обычный вид. По открытым, хорошо освещенным, суховатым участкам.

Общее распространение: Сканд., Ср., Атл, Вост. Евр., Зап. и Вост. Сиб., Сев. Ам. (занос).

Флорогенетическая группа: евро-азиатская.

34 (30). 7-лопастные листья не соприкасаются краевыми лопастями (вырезка ясно выражена) 35

0. 7-лопастные листья соприкасаются краевыми лопастями, либо присутствуют только 9-лопастные листья 40

35. 9-лопастные листья с неперекрывающимися краевыми лопастями, либо 9-лопастных листьев нет 36

0. Либо 9-лопастные листья с перекрывающимися краевыми лопастями, либо листья сверху голые за исключением зубцов 38

36. Опушение черешков листьев и стеблей вверх направленное . . . . **A. atrifolia** Zāmelis

(*A. lindbergiana* auct. non Juz.)

Нередко, но в основном к юго-востоку «флоры». Преимущественно тенистые места: опушки широколиственных лесов, луга по днищам балок.

Общее распространение: Вост. Евр. (Поволжье, вост. до Урала)

Флорогенетическая группа: предуральская.

0. Опушение черешков листьев и стеблей горизонтальное или несколько книзу направленное 37

37. Главные жилки верхних листьев при основании голые . . . . **A. decalvans** Juz.

Очень редкий вид, встречающийся локально на юго-востоке «флоры». Опушки и поляны в дубравах, луга в понижениях.

Общее распространение: Вост. Евр. (повол., вост.)

Флорогенетическая группа: предуральская.

0. Главные жилки листа при основании опушенные. . . . .
. . . . **A. semilunaris** Alechin

Нередко, по право- и левобережным флювиогляциальным районам. По тенистым и влажным местам.

Общее распространение: Сканд., Вост. Евр. (аркт., прибалт., сев.-зап., центр., повол., к вост. по долинам крупных рек).

Флорогенетическая группа: эндемики Восточной Европы.

38 (35). Черешки листьев и стебли плотно прижатоволосистые . . . . . .
. . . . **A. baltica** G. Sam. ex Juz.

Обычный вид по всей территории. По лужайкам, открытым и тенистым лугам и опушкам.

Общее распространение: Зап. Сиб., Сканд., Вост. Евр. (аркт., зап., сев.-зап., центр., повол., вост.).

Флорогенетическая группа: восточно-европейская.

0. Черешки листьев и стебли оттопыренно волосистые 39

39. Листья сверху равномерно рассеянно опушенные или оголенные по секторальным поверхностям, главные жилки при основании всегда опушенные, цветки некрупные, в монохазиях с короткой осью . . . .
. . . .**A. cymatophylla** Juz.

Обычный вид по всей территории. По открытым участкам и под лесным пологом.

Общее распространение: Сканд., Ср. Евр., Вост. Евр. (сев.-зап., центр., повол., вост.).

Флорогенетическая группа: восточно-европейская.

0. Листья сверху полностью голые (за исключением зубцов), главные жилки листьев при основании нередко голые, цветки крупные в монохазиях с выраженной осью . . . .**A. leiophylla** Juz.

Редкий вид, часто встречающийся в долине р. Ветлуги. Заливные и суходольные луга, канавы, низинные болота, опушки и просеки в южно-таежных лесах.

Общее распространение: эндемик Среднего Поволжья, Вост. Евр. (вост.)

Флорогенетическая группа: эндемики Поволжья (старые).

40 (34). Листья с сильно перекрывающимися лопастями, сильно волнистые, в гербарии складки на листьях достигают шириной до трети-половины лопасти, лопасти до полуяйцевидных с 8-11 островатыми зубцами с каждой стороны. . . . . **A. devestiens** Juz.

(*A. calvipes* Juz.)

Редко. По тенистым участкам в широколиственных, хвойно-широколиственных и вторичных мелколиственных лесах.

Общее распространение: эндемик Верхнего и Среднего Поволжья.

Флорогенетическая группа: эндемики Поволжья (молодые).

0. Листья умеренно волнистые, со слабо выраженными складками, мало перекрывающимися лопастями, лопасти (максимум) полу-

круглые, с 5-7 тупыми зубцами . . . . **A. ventiana** V. Tichom.

Очень редкий вид, встречи которого приурочены к юго-востоку «флоры». Опушки широколиственных лесов.

Общее распространение: эндемик Среднего Поволжья.

Флорогенетическая группа: эндемики Поволжья (молодые).

41 (25). 7-лопастные листья по меньшей мере округлые, 9-лопастные с перекрывающимися краевыми лопастями. 42

0. 9-лопастные листья не округлые или, если округлые, то с неперекрывающимися краевыми лопастями 43

42. Верхняя половина стебля голая; лопасти равносторонне треугольные, зубцы островатые . . . . **A. heptagona** Juz.

Нередко, почти по всей территории. Тенистые и открытые участки, луга и опушки, чаще по переувлажненным местам.

Общее распространение: Сканд., Вост. Евр. (аркт., зап., сев.-зап., центр. повол.).

Флорогенетическая группа: эндемики Восточной Европы.

0. Стебель по всей длине опушенный, либо на верхнем междоузлии несколько оголенный, лопасти туповатые, полуяйцевидные, треугольно-полуяйцевидные, зубцы тупые . . . . **A. subcrenata** Buser

Обычный вид на всей территории. Как по светлым, так и по тенистым, чаще свежим местоообитаниям (лугам, в поймах ручьев, заливных лугах).

Общее распространение: Сканд., Ср.и Атл. Евр., Вост. Евр. (аркт., сев., зап., сев.-зап., центр., вост.), Зап. Сиб., Сев. Ам. (занос)

Флорогенетическая группа: евро-азиатская.

43 (41). Верхние листья с остротреугольными лопастями; генеративная часть соцветия составляет около двух третей длины . . . . **A. vulgaris** L. emend. Fröhner

(*A. acutiloba* Opiz, *A. acutangula* Buser)

Обычный вид по всей территории. По разнообразным местообитаниям, чаще полупритененным.

Общее распространение: Зап. Сиб., Сканд., Вост. Евр. (аркт., зап., сев.-зап., центр., повол., вост.), Ср. и Атл. Евр., Средиз.

Флорогенетическая группа: евро-азиатская.

0. Даже самые внутренние, 9- и 11-лопастные листья несут равносторонне треугольные, чаще полуяйцевидные и треугольно-полуяйцевидные лопасти, генеративная часть составляет половину – верхнюю треть соцветия, со слабо ветвящимися единичными соцветиями 44

44. Опушение б.м. вверх направленное . . . . **A. hians** Juz.

Очень редкий вид. По лугам и опушкам пойменных дубрав.

Общее распространение: Зап. Сиб., Вост. Евр. (вост.).

Флорогенетическая группа: предуральская.

0. Направление опушения горизонтальное. . . . . . . **A. longipes** Juz.

Очень редко. По опушкам широколиственных лесов.

Общее распространение: Вост. Евр. (повол., вост.).

Флорогенетическая группа: предуральская.

45 (1). Главные жилки верхних листьев при основании или по всей длине голые 46

0. Главные жилки верхних листьев по всей длине волосистые . 47

46. Все черешки листьев и стебли голые . . . . .**A. glabricaulis** H. Lindb.

Довольно обычный вид. Встречается чаще по тенистым и влажным опушкам, иногда на лугах.

Общее распространение: Зап. Сиб., Вост. Сиб., Ср. Евр., Вост. Евр. (сев.-зап., центр., повол., вост.).

Флорогенетическая группа: восточно-европейская.

0. Черешки верхних листьев оттопыренно волосистые . . . . **A. kemlensis** Czkalov

Редкий вид, встречи которого приурочены к юго-востоку «флоры». По открытым полянам на опушкахт широколиственных лесов.

Общее распространение: эндемик Среднего Поволжья.

Флорогенетическая группа: эндемики Поволжья (молодые).

47. Гипантии густо волосистые . . . .**A. propinqua** H. Lindb. ex Juz.

(*A. orbiculata* Alechin, non Ruiz et Pav., nec Formanek; *A. basilii* P. Smirn.; *A. alechinii* Zāmelis)

Обычный вид. Как по открытым, так и по притененным участкам. Луга и опушки разнообразных лесов.

Общее распространение: Сканд., Ср., Вост. Евр.

Флорогенетическая группа: восточно-европейская.

0. Гипантии голые 48

48. Опушение черешков листьев (особенно при основании пластинки) и стеблей б.м. вверх направленное, стебли на верхних междоузлиях оголенные . . . . **A. lindbergiana** Juz.

Нередко, но в основном на юго-востоке «флоры». По лугам, светлым лесам и тенистым опушкам.

Общее распространение: Вост. Евр. (центр., повол., вост.).

Флорогенетическая группа: предуральская.

0. Опушение черешков листьев и стеблей горизонтальное или (реже) вниз направленное, стебель доверху опушенный . . . . **A. nemoralis** Alechin

Нечасто, преимущественно на юге «флоры». Опушки широколиственных и хвойно-широколиственных лесов.

Общее распространение: Вост. Евр. (центр., повол., вост.), Зап. Сиб.

Флорогенетическая группа: предуральская.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ботаника: Морфология и анатомия растений / А.Е. Васильев, Н.С. Воронин, А.Г. Еленевский и др. – 2-е изд., перераб. – М., 1988. – 480 с.

2. Кузнецова Т.В. О комплементарных подходах в морфологии соцветий // Бот. ж. – 1992. – Т. 77, №12. – С. 7-24.

3. Петухова Л.В. Онтогенез и структура систем побегов манжетки пастушьей // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1977. – Т. 82., вып. 3. – С. 120-129.

4. Серебряков И.Г. Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования // Уч. зап. МГПИ им. Потемкина, каф. бот. – 1959. – Вып. 1. – С. 48-62.

5. Тихомиров В.Н. Род Манжетка — *Alchemilla* L. // Флора Вост. Европы / отв. ред. и ред. тома Н.Н. Цвелев. – СПб., 2001. – Т. 10. – С. 470-531.

6. Тихомиров В.Н., Нотов А.А., Петухова Л.В., Глазунова К.П. Род Манжетка // Биологическая флора Московской области / под ред. В.Н. Павлова, В.Н. Тихомирова. – М., 1995. – Вып. 10. – С. 83-118.

7. Чкалов А.В., Воротников В.П. Опыт выделения флорогенетических групп манжеток (*Alchemilla, Rosaceae*) Центральной России // Бот. журн. 2009. Т. 94, №9. С. 1279-1294.

8. Юзепчук С.В. *Alchimilla* L. – Манжетка // Флора СССР / под ред. В.Л. Комарова. – М.; Л., 1941. – Т.10. – С. 289-410.

9. Fröhner S. *Alchemilla* L. // Hegi G. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. – 2 ed. – Berlin; Wien, 1995. – B. 4. – T. 2B. – S. 13-242.

10. Fröhner S. Kritik an der europäischen *Alchemilla*-Taxonomie // Feddes Rep. – 1975. – B. 86, № 3. – S. 119-169.

11. Fröhner S. Zur infragenerische Gliederung der Gattung *Alchemilla* L. in Eurasien // Gleditschia. – 1986. – B. 14, № 1. – S. 3-49.

12. Notov A.A., Kusnetzova T.V. Architectural units, axiality and their taxonomic implications in *Alchemillinae* // Wulfenia. – 2004. – Vol. 11. – P. 85–130.

13. Troll W. Allgemeine Botanik. – Stuttgart, 1959. – 927 S.

14. Troll W. Infloreszenzen. – Jena, 1964. – B. 1. – 615 S.

15. Walters S.M., Pawłowski B. *Alchemilla* L. // Flora Europaea. – Cambrige, 1968. – Vol. 2. – P. 48-64.

Андрей Вячеславович **Чкалов**

ИДЕНТИФИКАЦИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *ALCHEMILLA* L. НИЖЕГОРОДСКОГО ПОВОЛЖЬЯ

Учебно-методическое пособие

Государственное образовательное учреждение высшего профессионального образования «Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского».
603950, Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23.

Подписано в печать г. Формат 60×84 $^1/_{16}$.
Бумага офсетная. Печать офсетная. Гарнитура Таймс.
Усл. печ. л. . Уч.-изд. л. .
Заказ № . Тираж экз.

Отпечатано в типографии Нижегородского госуниверситета
им. Н.И. Лобачевского.
603600, Нижний Новгород, ул. Б. Покровская, 37
Лицензия ПД №18-0099 от 14.05.2001.